PARASITOLOGIA GENERAL

THOMAS C. CHENG

Capítulo 17: Nematoda
Los gusanos redondos
Nematodos Adenophorea (Aphasmidia).

EDITORIAL AC

17

Nematoda — Los gusanos redondos
Nematodos Adenophorea
(Aphasmidia)

CLASE NEMATODA

Los nematodos están considerados como una clase del filum Aschelminthes, aunque muchos nematólogos los consideran como un filum distinto, conocido con el nombre de Nemathelminthes o Nematoda. Siguiendo a Hyman (1951), vamos a considerar a este gran grupo de gusanos como una clase.

Los nematodos incluyen especies de vida libre y simbióticas. Muchas de estas últimas son parásitas de plantas, mientras que otras lo son de animales. La mayoría de los nematodos de vida libre y de los nematodos que parasitan líquidos del cuerpo del hospedador, como la sangre y la linfa, son microscópicos, mientras que los que parasitan el intestino de sus hospedadores suelen ser de mayor tamaño. Dentro del hospedador, los nematodos pueden localizarse en los ojos, boca, lengua, estómago, tracto intestinal, pulmones, hígado y en prácticamente todas las cavidades del cuerpo. Algunos de estos parásitos son relativamente inocuos, mientras que otros pueden causar graves enfermedades al hombre y a los animales. Es difícil calcular la amplitud del parasitismo animal ocasionado por los nematodos. Stoll (1947) ha calculado dos mil millones de infecciones humanas.

Morfología

El cuerpo de los nematodos es generalmente alargado, cilíndrido y adelgazado en sus extremos. Ciertas especies, como *Capillaria* spp., poseen un cuerpo casi uniformemente cilíndrico y extremadamente delgado. Existe un cierto grado de dimorfismo sexual, ya que el extremo posterior de los machos está curvado ventralmente y armado con ciertas estructuras, como por ejemplo, alas y papilas (pág. 592). Frecuentemente, los machos son de menor tamaño que las hembras.

Las distintas especies de nematodos difieren enormemente de tamaño. Algunas son microscópicas, otras no miden más de 1 mm de longitud, y otras, como el gusano de Guinea, *Dracunculus medinensis*, pueden sobrepasar el metro de longitud. La mayoría de las especies son opacas y blanquecinas cuando están vivas, aunque algunas pueden absorber pigmentos de los líquidos y tejidos que las rodean.

La estructura de los nematodos se ha estudiado ampliamente, especialmente a partir del descubrimiento del microscopio electrónico. Se recomienda el volumen de Bird (1971) para los lectores interesados en un estudio exhaustivo.

La cutícula. La cutícula de los nematodos parásitos es, generalmente, lisa. Sin embargo, pueden presentarse distintas estructuras, como espinas, cerdas, verrugas, puntuaciones, papilas, estriaciones y arrugas (para una revisión de estas estructuras cuticulares especializadas, véase Chitwood y Chitwood, 1950). La disposición y colocación de estas estructuras constituyen características taxonómicas importantes. Por ejemplo, las especies del genero *Gnathostoma* poseen diminutas espinas cuticulares que cubren prácticamente todo el cuerpo y que disminuyen en número hacia el extremo posterior; las especies del género *Cooperia* tienen todo el cuerpo surcado por depresiones y elevaciones longitudinales, y las especies del género *Gongylonema* poseen engrosamientos, que reciben el nombre de verrugas, que cubren toda la superficie del cuerpo (Fig. 17.1).

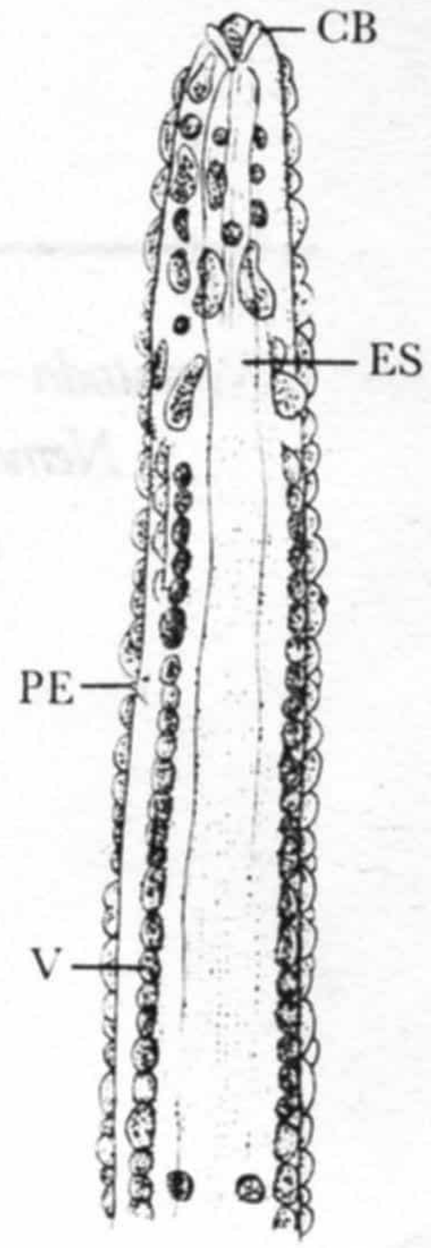


Fig. 17.1. *Gongylonema.* Porción anterior de un adulto que muestra las estructuras superficiales. CB, capsula bucal; PE, poro excretor; ES, esófago; V, verrugas. (Copiado de Ward, 1916.)

Estructura fina. Dado el importante papel que desempeña la cutícula en la fisiología de los nematodos, desde la aparición del microscopio electrónico se le han dedicado una considerable atención. Una revisión acerca de la cutícula de los nematodos ha sido presentada por Lee (1966).

La cutícula cubre toda la superficie externa del cuerpo, y también reviste la cavidad bucal, faringe (conocida también como esófago), recto, cloaca, vagina y poro excretor. Cuando se examina con microscopio electrónico, la cutícula aparece formada, en la mayoría de las especies, por tres capas: la corteza, la matriz y la capa fibrilar (Figs. 17.2 y 17.3). La corteza, a su vez, se divide en una capa cortical externa y en una capa cortical interna. La composición en aminoácidos de la corteza, sugiere la existencia de queratina; por otra parte, los estudios por difracción de rayos X indican también la presencia de colágeno. Además, la corteza alberga una polifenol–oxidasa, y hay pruebas de que existe una proteína curtida con quinona.

En la superficie de la corteza, al menos en *Ascaris* y en otras especies, hay una fina capa de lípido, que mide menos de 1000 Å de espesor.

Debajo de la corteza se encuentra la capa matriz; este estrato está compuesto de una capa fibrilar externa y de una capa homogénea interna, más gruesa (Figs. 17.4 y 17.5). La capa fibrilar contiene canales ramificados que se dirigen hacia la capa cortical externa. El lumen de estos canales está normalmente relleno de una sustancia rica en aminoácidos aromáticos. (Bird y Deutsch, 1957). La capa homogénea está compuesta por proteínas albuminoideas de bajo peso molecular y por proteínas fibrosas similares a la elastina y la fibrina (Monné, 1955). Los análisis químicos y los estudios con microscopio electrónico han revelado la presencia de hidratos de carbono y de algunos lípidos en la capa homogénea (Fig. 17.6).

La capa fibrosa es el estrato más interno de la cutícula. Está compuesta por tres capas: externa, media e interna, que son todas de naturaleza

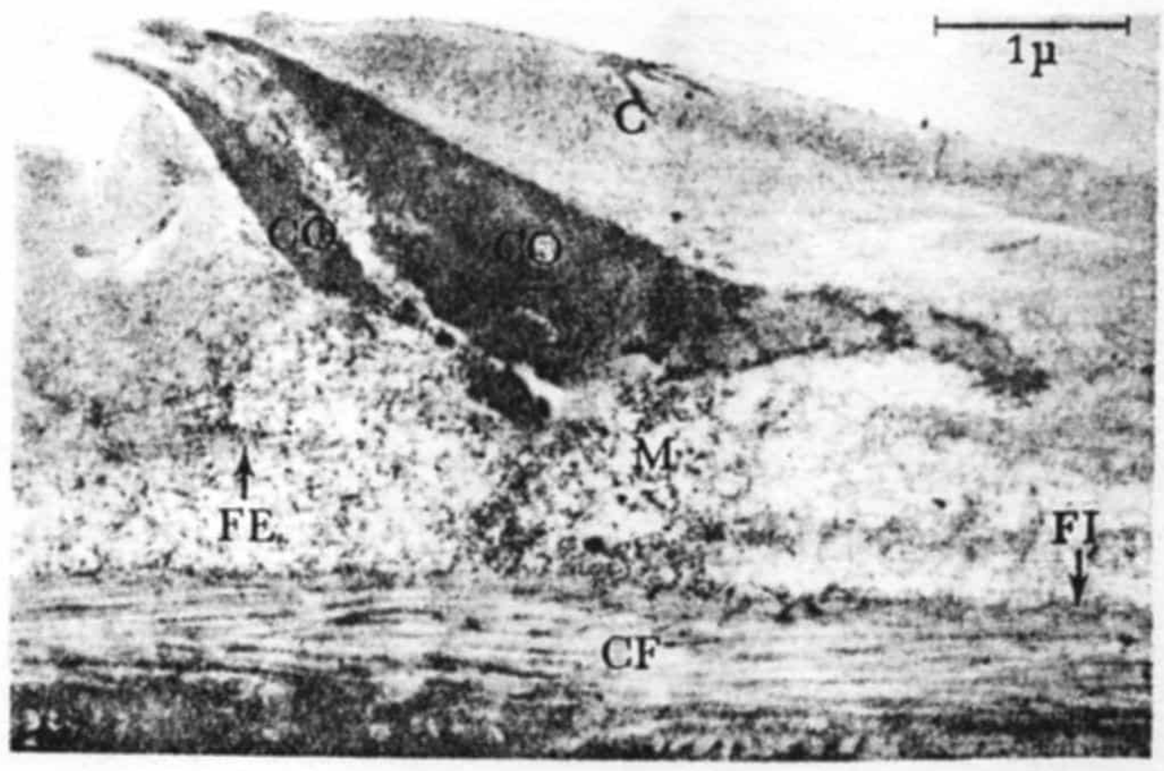


Fig. 17.2. Cutícula de nematodo. Micrografía electrónica de un corte transversal de la cutícula de una adulto de *Nippostrongylus muris* que muestra la disposición de las capas. Se observan una columna completa y parte de otra advacente que sustentan un surco longitudinal. C, corteza; CF, capa fibrosa; FE, fibras estriadas; M, capa matriz rellena de líquido; CO, columna. (Según Lee, 1966.)

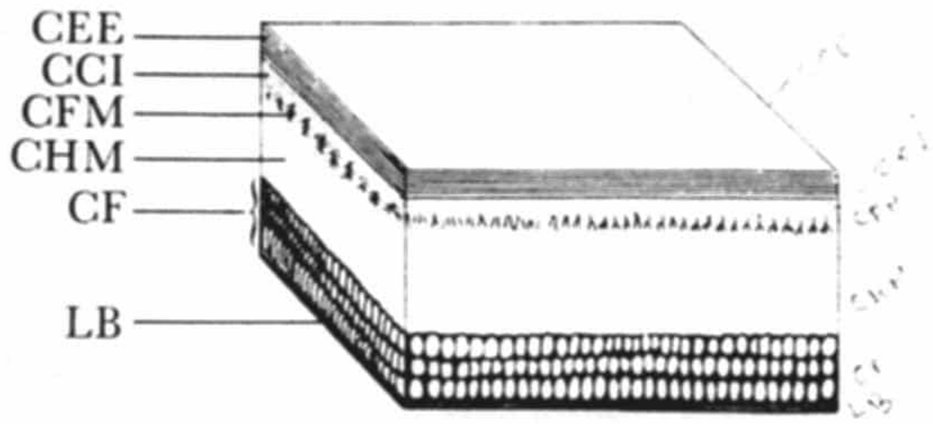


Fig. 17.3. Cutícula de nematodo. Dibujo esquemático que muestra las capas principales. LB, lámina basal; CCE, capa cortical externa; CF, capa fibrosa; CFM, capa fibrilar de la matriz; CHM, capa homogénea de la matriz; CCI, capa cortical interna.

fibrosa, y por la laminilla basal. Los estudios por difracción de rayos X, en unión de la presencia de hidroxiprolina, indican la existencia de colágeno en la capa fibrosa (Fig. 17.7). Las tres capas se cruzan formando entre sí ángulos de 135° y encierran en su interior un sistema de pequeños paralelogramos (Fig. 17.8). Según Harris y Crofton (1957), el ángulo que forma cualquier lado del paralelogramo con el eje longitudinal del cuerpo del nematodo es de unos 75°. Las fibras de colágeno de las tres subcapas son inextensibles, pero permiten la extensión y el acortamiento de la cutícula mediante una desviación de los ángulos de los paralelogramos (Fig. 17.9).

La continua aparición de un gran número de enzimas en la cutícula de los nematodos, como, por ejemplo, las esterasas presentes en la capa homogénea de la matriz, o las polifenol-oxidasas localizadas en la corteza, indica que la cutícula no es una cubierta inerte del cuerpo, sino que presenta actividad metabólica.

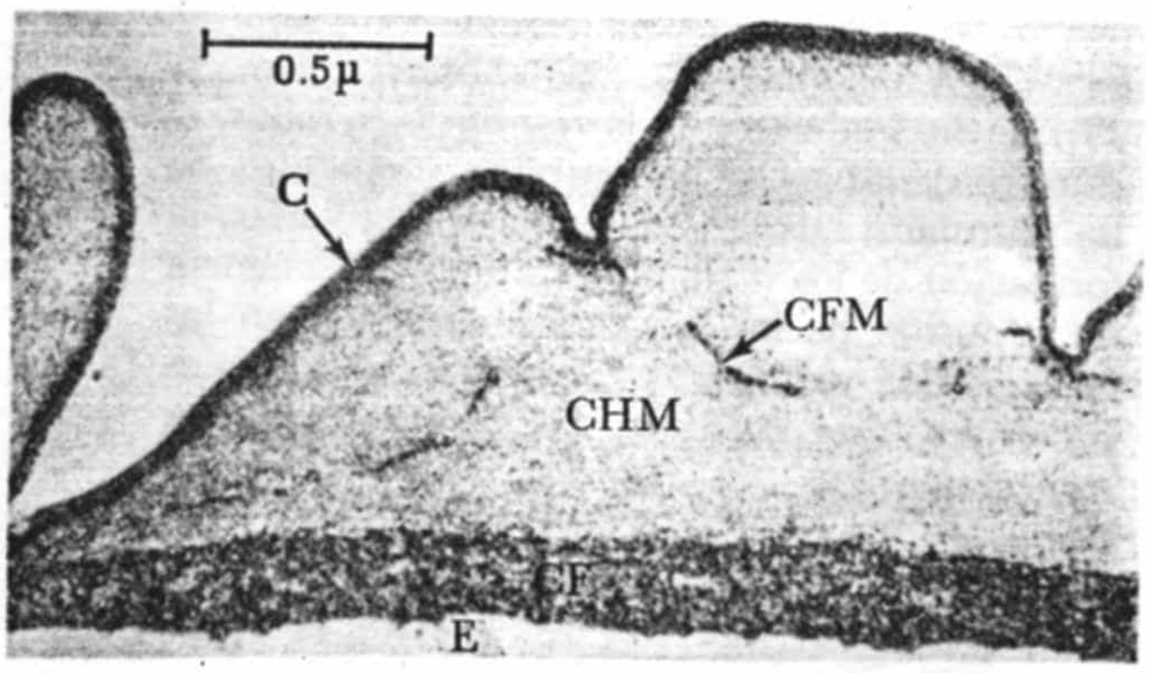


Fig. 17.4. Cutícula de nematodo. Micrografía electrónica de un corte longitudinal de la cutícula mudada del cuarto estado larvario de *Trichinella spiralis* en la que aparecen las capas fibrilar y homogénea de la capa matriz. C, corteza; CF, capa fibrosa; CFM, capa fibrilar de la matriz; CHM, capa homogénea de la matriz; E, espacio entre la cutícula mudada y la cutícula del adulto joven. (Según Lee, 1966.)

El modelo estructural de cutícula de nematodos que se ha presentado aquí, esta basado, principalmente, en los estudios llevados a cabo en el adulto de *Ascaris lumbricoides*, un parásito intestinal del cerdo y del hombre (pág. 645). Este modelo es válido para la mayor parte de las especies de nematodos, aunque en otras existen ciertas variaciones, sobre todo en las más pequeñas. Una modificación frecuente es la reducción o ausencia de la capa fibrosa en los nematodos de menor tamaño. Se conoce la existencia de otras modificaciones en *Oxyuris equi*, un parásito intestinal del caballo, y en *Nippostrongylus muris*, un parásito del intestino de la rata.

La cutícula del adulto de *Oxyuris equi* está formada por ocho capas separadas y por dos capas fibrosas internas cruzadas entre sí formando un ángulo de 120° y de 60° con el eje longitudinal del cuerpo. En *Nippostrongylus muris* las capas principales se asemejan a las de *Ascaris*, pero la capa matriz está rellena de un fluído que contiene hemoglobina y ciertas enzimas. Además, posee estructuras especializadas, conocidas como columnas, que sustentan los salientes longitudinales de la cutícula (Fig. 17.10). De acuerdo con Lee (1965), existen numerosas fibras colágenas que unen la capa fibrosa, las columnas y la corteza.

La cutícula está separada de los tejidos subyacentes por una lámina basal.

La hipodermis. Debajo de la lámina basal existe una delgada capa que se conoce con el nombre de hipodermis. Puede ser celular o sincitial. Esta capa se proyecta hacia el pseudocele a lo largo de las líneas media-dorsal, media-ventral y lateral, para formar los denominados cordones (Fig. 17.11). Los cordones laterales son los más largos y contienen los canales excretores (si existen). Los núcleos de la hipodermis sólo se en-

Fig. 17.5. Capa matriz de la cutícula de nematodo. Dibujo interpretativo de la estructura fina de una porción de cutícula de nematodo, según se ve con el microscopio electrónico, que muestra las capas fibrilar y homogénea de la matriz. C, corteza; CFC, capa fribrosa de la cutícula; CFM, capa fibrilar de la matriz cuticular; CHM, capa homogénea de la matriz cuticular.

cuentran en los cordones. Las células que la constituyen contienen grandes cantidades de glucógeno y de grasas. En algunas especies también se ha encontrado hemoglobina.

Musculatura de la pared del cuerpo. En la hipodermis se localiza una capa muscular relativamente gruesa. Tienen un especial interés las miofibrillas que están asociadas con la pared corporal del nematodo. Todas las células musculares son fusiformes y se disponen longitudinalmente. Cada célula posee una parte contráctil y otra no contráctil (Fig. 17.12). Las miofibrillas se localizan en la porción contráctil, mientras que en la no contráctil se encuentran el núcleo, las mitocondrias y gránulos de glucógeno y lípidos, almacenados. La invervación de estos músculos tiene lugar mediante prolongaciones nerviosas que van desde la parte no contráctil a los nervios longitudinales o anillo nervioso (Fig. 17.13).

La musculatura de la pared del cuerpo se fija a la cutícula mediante fibras que se originan en la porción contráctil de la célula muscular, atraviesan la lámina basal y se fijan a la capa fibrosa (Fig. 17.14).

Cutículas de las larvas. Por lo que se sabe, las cutículas de las larvas de los nematodos son, estructuralmente, menos complejas. Por ejemplo y de acuerdo con Monné (1955), las cutículas de las larvas de *Dictyocaulus*, parásito de los pulmones del ganado vacuno, y *Metastrongylus*, parásito de los bronquios de distintos mamíferos, carecen de estructura, aunque poseen una proteína curtida; la cutícula de estas larvas debe ser químicamente distinta de la de *Ascaris*, ya que no resulta afectada por la papaína (una enzima vegetal) que, por el contrario, digiere fácilmente la cutícula de *Ascaris*.

Algunas cutículas larvarias son algo más complejas. Lee (1965) ha constatado que la cutícula del tercer estado larvario de *Nippostrongylus* está formada por una delgada capa externa y por una capa interna, más gruesa, que contiene fibras muy separadas unas de otras. En las larvas de *Trichinella spiralis* la cutícula está constituida por dos capas separadas por una membrana. La capa interna contiene numerosas y delgadas fibras de, aproximadamente, 40 Å de espesor, que se disponen circularmente.

ESTRUCTURAS ESPECIALIZADAS DE LA SUPERFICIE DEL CUERPO

Labios. En los nematodos primitivos de vida libre, la boca está rodeada por seis prominentes labios y un gran número de cerdas y papilas (Fig. 17.15). Sin embargo, en las especies parásitas, el número de labios oscila entre tres y ninguno. Se ha postulado que, en las especies trilabiadas, la formación de los tres labios es una consecuencia de la fusión de los seis labios presentes en las formas más primitivas. Si son tres los labios presentes, uno es dorsal, y los dos restantes ventrolaterales.

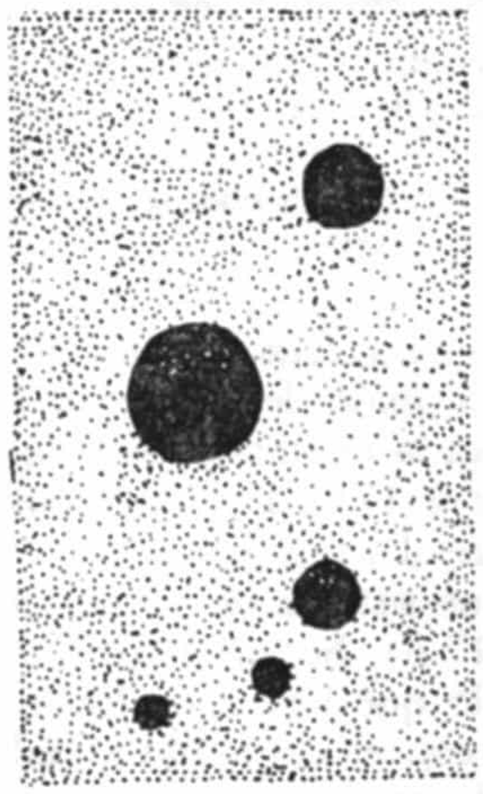


Fig. 17.6. Presencia de lípidos en la capa homogénea de la cutícula. Dibujo de una micrografía electrónica que muestra las gotas electrón-densas de lípidos en la capa homogénea de la matriz de la cutícula de nematodo.

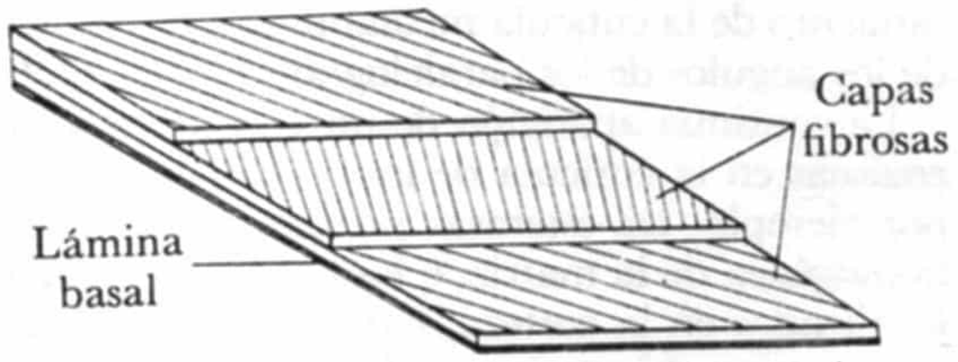


Fig. 17.7. Capas del estrato fibroso de la cutícula de nematodo. Dibujo esquemático que muestra las tres capas, con sus fibras orientadas en diferentes direcciones.

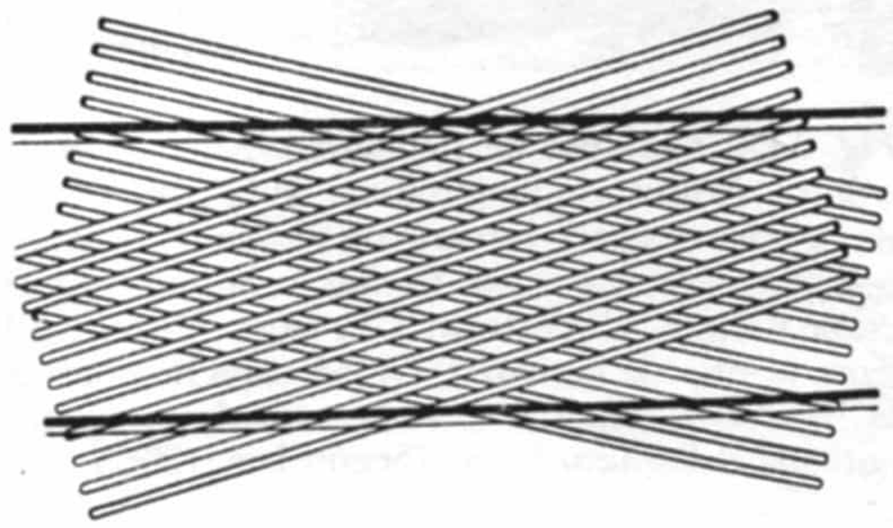


Fig. 17.8. Fibras de la capa fibrilar de la cutícula de *Ascaris*. Representación esquemática de la disposición en cesta de las fibras que ilustra la orientación de dos capas de fibras en relación con dos de las anulaciones externas transversales. (Según Harris y Crofton. 1957.)

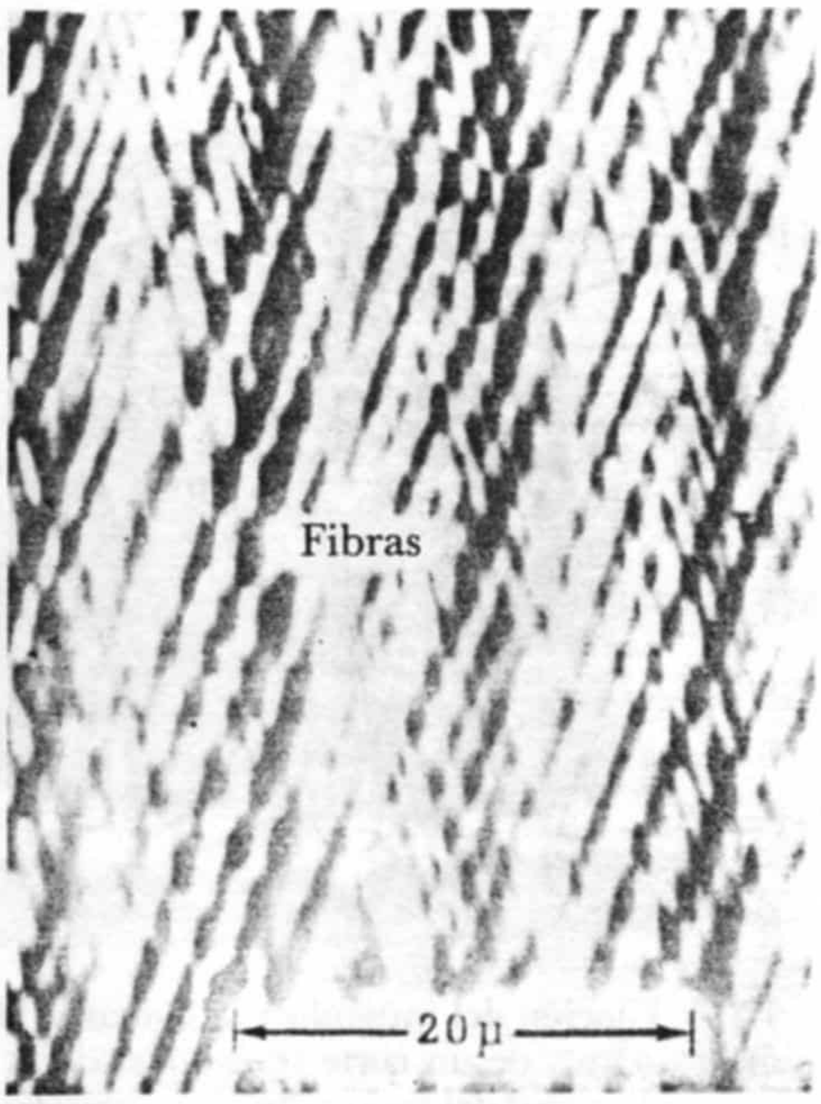


Fig. 17.9. Fibras cuticulares. Fotomicrografía de las fibras entrecruzadas en la capa fibrosa de la cutícula de *Ascaris lumbricoides*. × 1600. (Según Bird, 1971.)

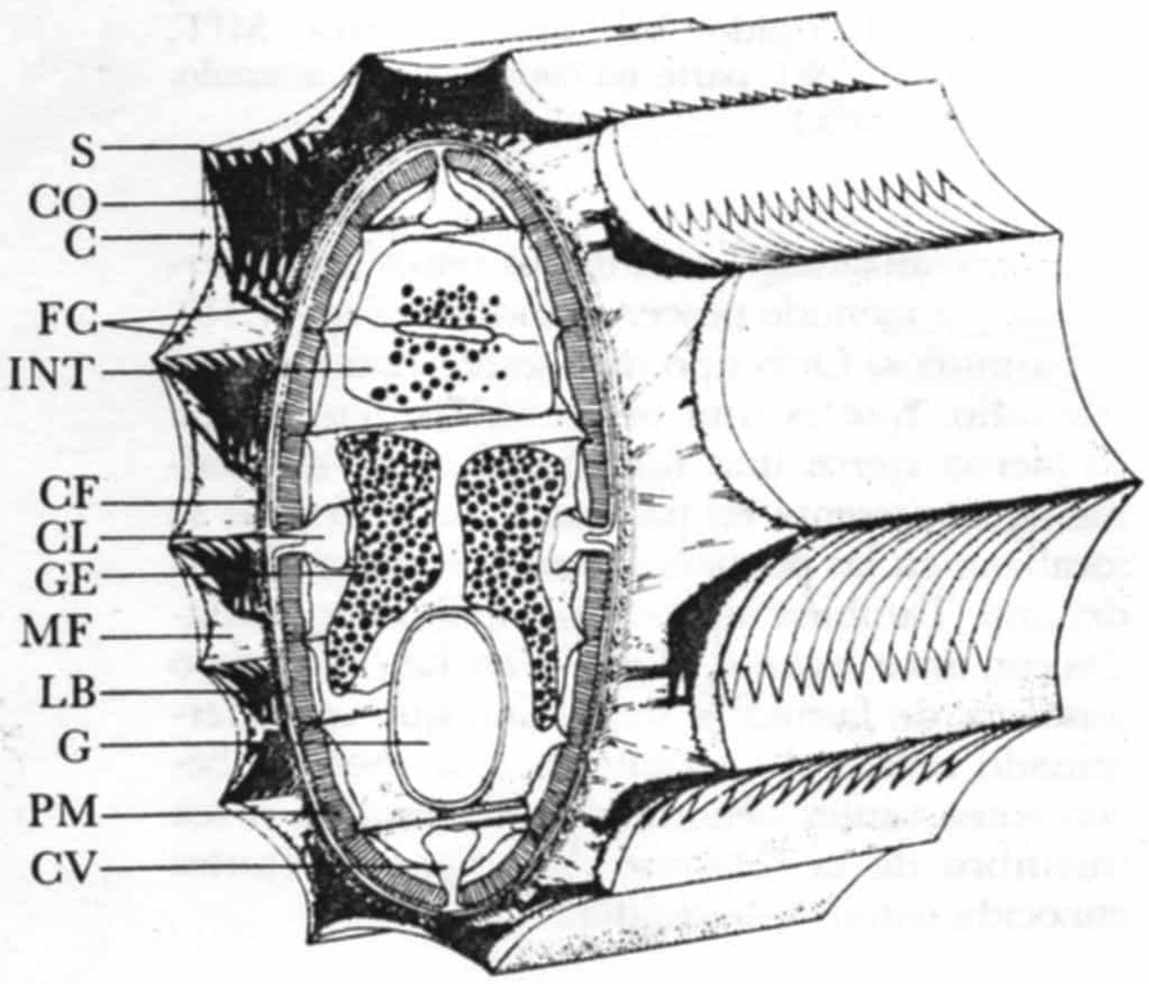


Fig. 17.10. Estructura de nematodo. Estereograma de un corte de la región media del cuerpo de *Nippostrongylus muris* que muestra la estructura de la cutícula. LB, lámina basal; C, corteza; GE, glándula excretora; MF, capa matriz de la cutícula rellena de fluido; CF, capa fibrosa de la cutícula; FC, fibras de colágeno; G, gónada; INT, intestino; CL, cordón lateral; S, saliente longitudinal de la cutícula; PM, pared muscular del cuerpo; CO, columna (o varilla esquelética); CV, cordón ventral. (Según Lee, 1965.)

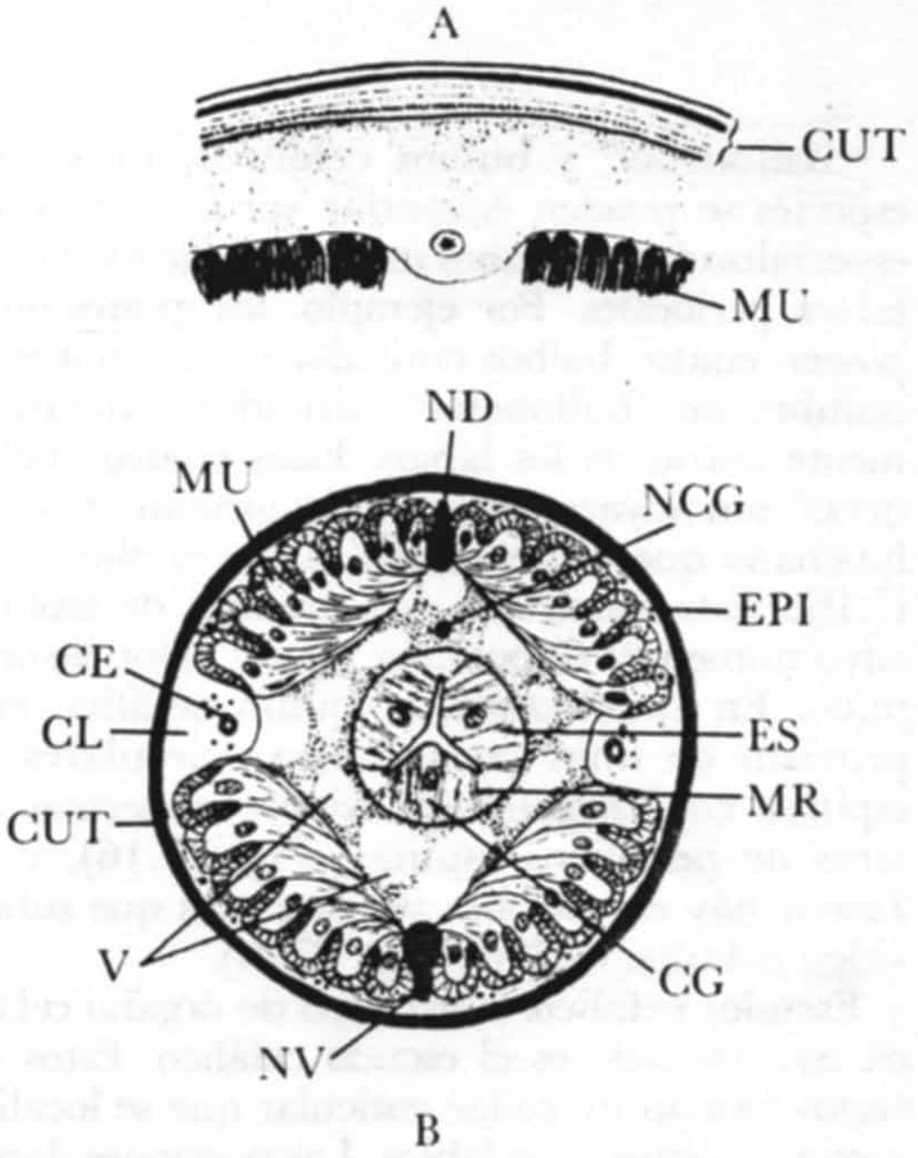


Fig. 17.11. Morfología de nematodo. A. Corte transversal de la región dorsal de la pared del cuerpo que ilustra la posición del cordón dorsal. **B.** Corte transversal a nivel del esófago de *Ascaris* que muestra la posición de los cordones y otras estructuras. CUT, cutícula; ND, nervio dorsal (asociado con el cordón dorsal); EPI, epidermis (o hipodermis); ES, esófago; CE, canal excretor; NCG, núcleo de célula gigante; CG, célula glandular; CL, cordón lateral; MU, músculo; MR, músculos radiales; V, vacuolas; NV, nervio ventral (asociado con el cordón ventral).

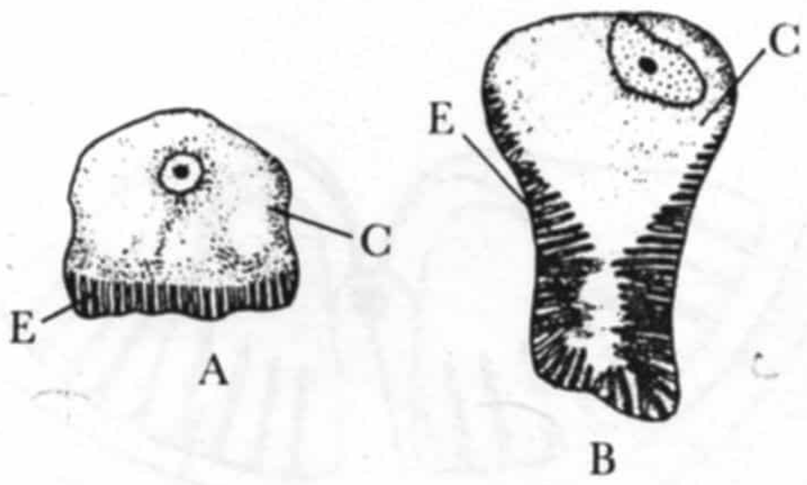


Fig. 17.12. Músculos de nematodo. A. Célula muscular de tipo platimiario. **B.** Célula muscular de tipo celomiario. C, porción citoplasmática (no estriada) de la célula que constituye la parte no contráctil; E, porción estriada (o en bandas) que constituye la parte contráctil. (Ambas figuras copiadas de Chitwood, 1931.)

"Ballonetas" y bulbos cefálicos. En ciertas especies se pueden encontrar varias estructuras especializadas y órganos sensitivos que rodean los labios periorales. Por ejemplo, los gnatostomas poseen cuatro bulbos cuticulares que reciben el nombre de "ballonetas", situados inmediatamente detrás de los labios. Estas cuatro "ballonetas" son adyacentes entre sí y forman un anillo hinchado que se denomina bulbo cefálico (Fig. 17.16). Esta estructura está provista de espinas, cuyo número y disposición tienen valor taxonómico. En *Gnathostoma*, el bulbo cefálico está provisto de unas pocas hileras circulares de espinas; en *Echinocephalus* existen numerosas hileras de pequeñas espinas (Fig. 17.16), y en *Tanqua* hay estriaciones transversales que subdividen el bulbo cefálico (Fig. 17.16).

Escudos cefálicos. Otro tipo de órgano cefálico especializado es el escudo cefálico. Estos escudos forman un collar cuticular que se localiza posteriormente a los labios. Las porciones dorsal y ventral de los labios se recurvan y protegen los labios (Fig. 17.17). Los escudos cefálicos son característicos de la superfamilis Spiruroidea.

Cordón. Un tercer tipo de estructura cefálica especializada es el cordón, que es un espesamiento cuticular longitudinal en forma de cordón, y cuyo número varía según la especie (Fig. 17.17).

Anfidios. Aunque no son tan conspicuos como los de las especies marinas libres, los nematodos parásitos poseen, en muchas especies, anfidios reducidos. Estas estructuras especiales, que se cree que son quimiorreceptores, se muestran como un par de depresiones, localizadas una a cada lado del extremo cefálico, lateral o posterolateralmente a las restantes estructuras cefálicas especializadas. Los anfidios están muy inervados, y a menudo poseen glándulas (Fig. 17.18).

Fasmidios. Otro tipo de órgano sensitivo es el fasmidio, que es una pequeña estructura que se piensa ejerce una función olfativa; normalmente se presenta en parejas, y sus aberturas se localizan en las pequeñas papilas situadas detrás del ano. También aquí existen glándulas asociadas con estos órganos (Fig. 17.18). La presencia o ausencia de fasmidios determina que un determinado nematodo pertenezca a la subclase Secernentea (antes denominada Phasmidia) o sea miembro de la subclase Adenophorea (antes conocida como Aphasmidia).

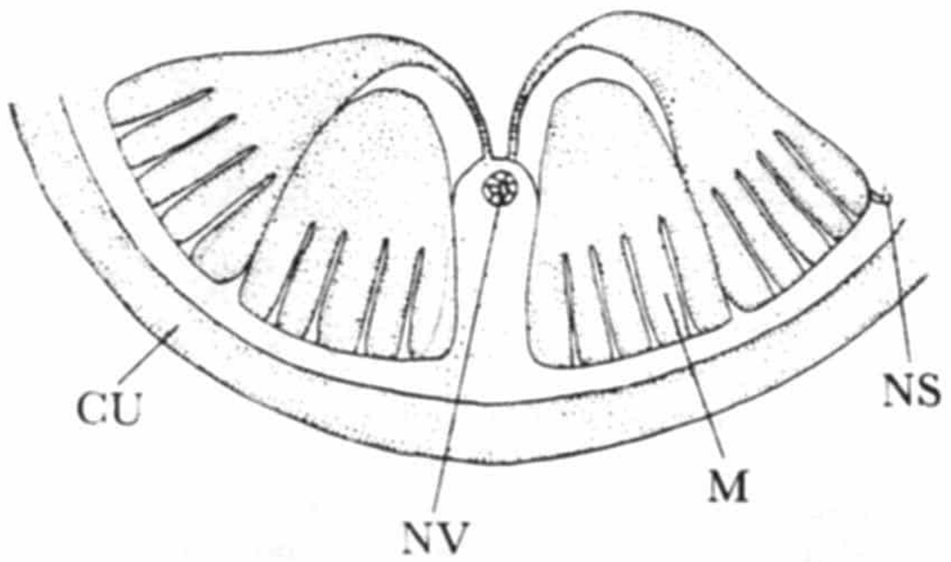


Fig. 17.13. Conexiones nervio-músculo en nematodo. Dibujo esquemático que muestra las prolongaciones de las células musculares de la pared del cuerpo que conectan con el nervio ventral situado en el cordón ventral. CU, cutícula; M, músculo; NS, nervio subventral; NV, nervio ventral.

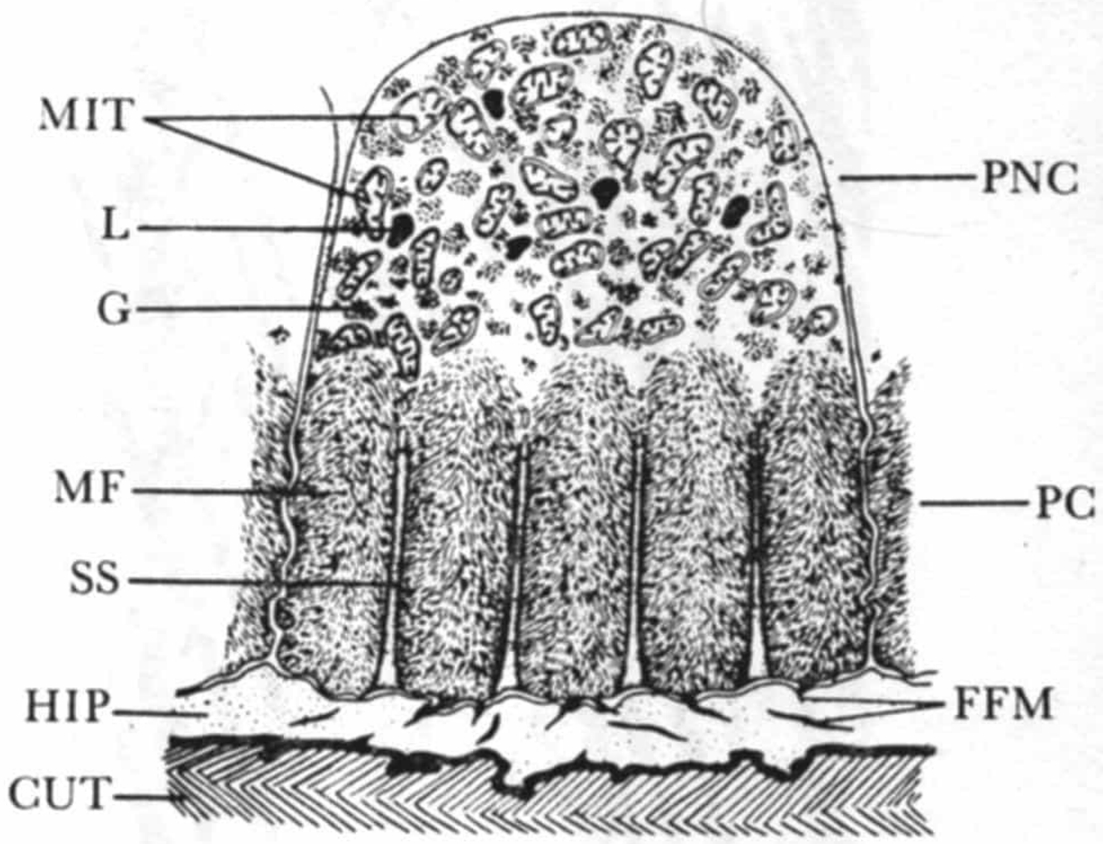


Fig. 17.14. Fijación del músculo a la cutícula. Dibujo semidiagramático de un corte transversal de la musculatura de la pared del cuerpo de *Nippostrongylus muris* que muestra las fibras que unen el músculo a la cutícula, y otros rasgos característicos, según se ven en el microscopio electrónico. PC, parte contráctil de la célula muscular; CUT, cutícula; FFM, fibras que fijan el músculo a la cutícula; G, glucógeno; HIP, hipodermis; L, lípido; MF, miofilamentos; MIT, mitocondrias; PNC, parte no contráctil del músculo. (Según Lee, 1965.)

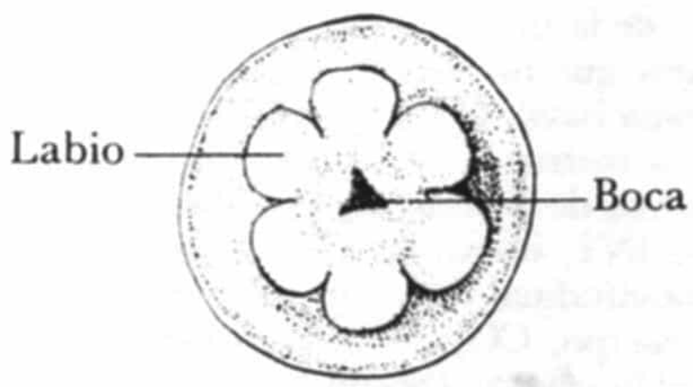


Fig. 17.15. Estructura de nematodo. Vista frontal de un nematodo marino primitivo que muestra la boca rodeada por seis labios.

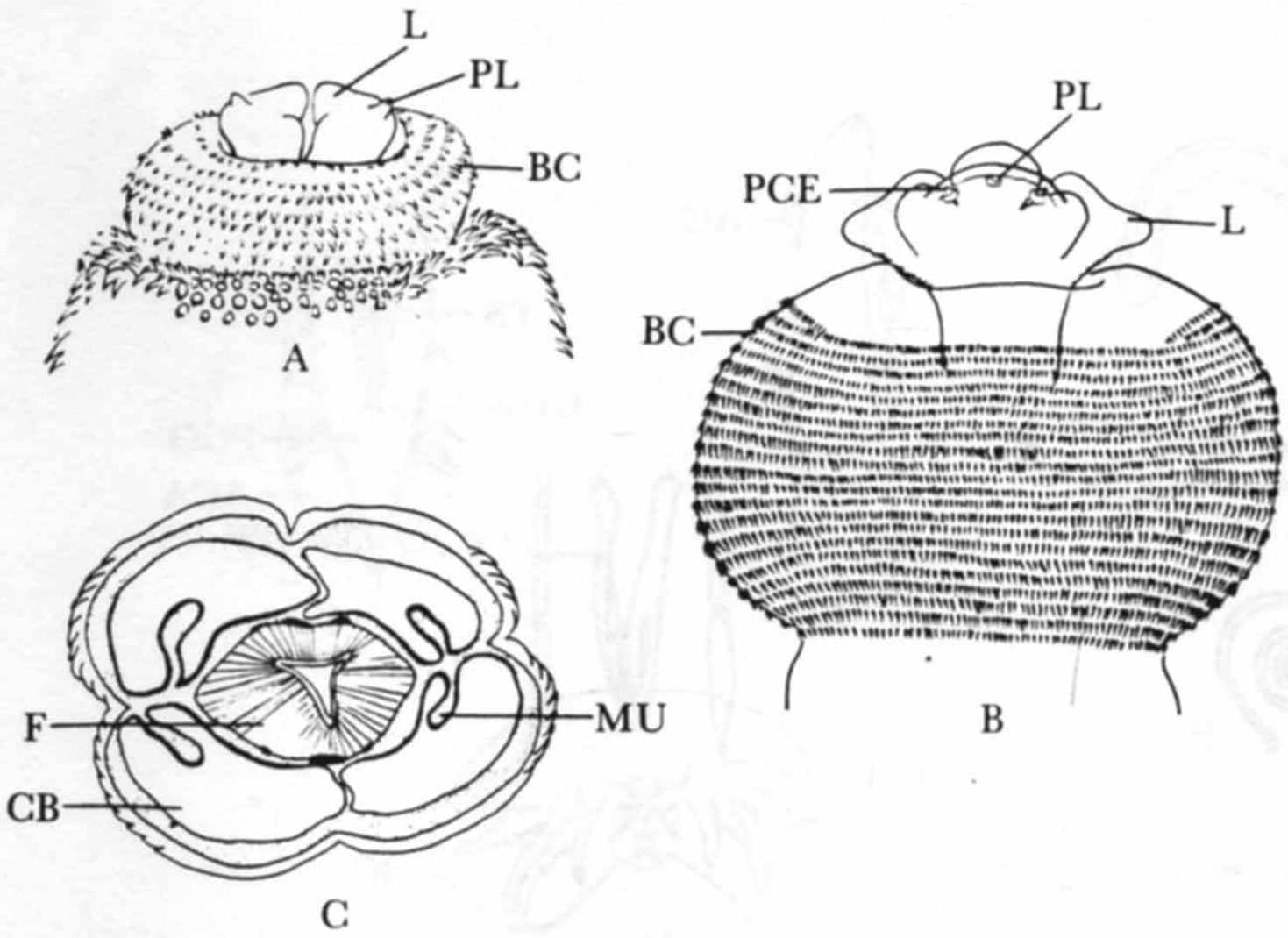


Fig. 17.16. Bulbos cefálicos de nematodos. A. Extremo anterior de *Gnathostoma* que muestra el bulbo cefálico. **B.** Cabeza de *Echinocephalus* que muestra el bulbo cefálico. **C.** Corte transversal del bulbo cefálico de *Tanqua* en que aparecen las "ballonetas". CB, cavidad de la "balloneta"; BC, bulbo cefálico; L, labio; PL, papila labial; MU, músculo; F, faringe; PCE, papila del círculo exterior. (Todos los dibujos copiados de Baylis y Lane, 1920.)

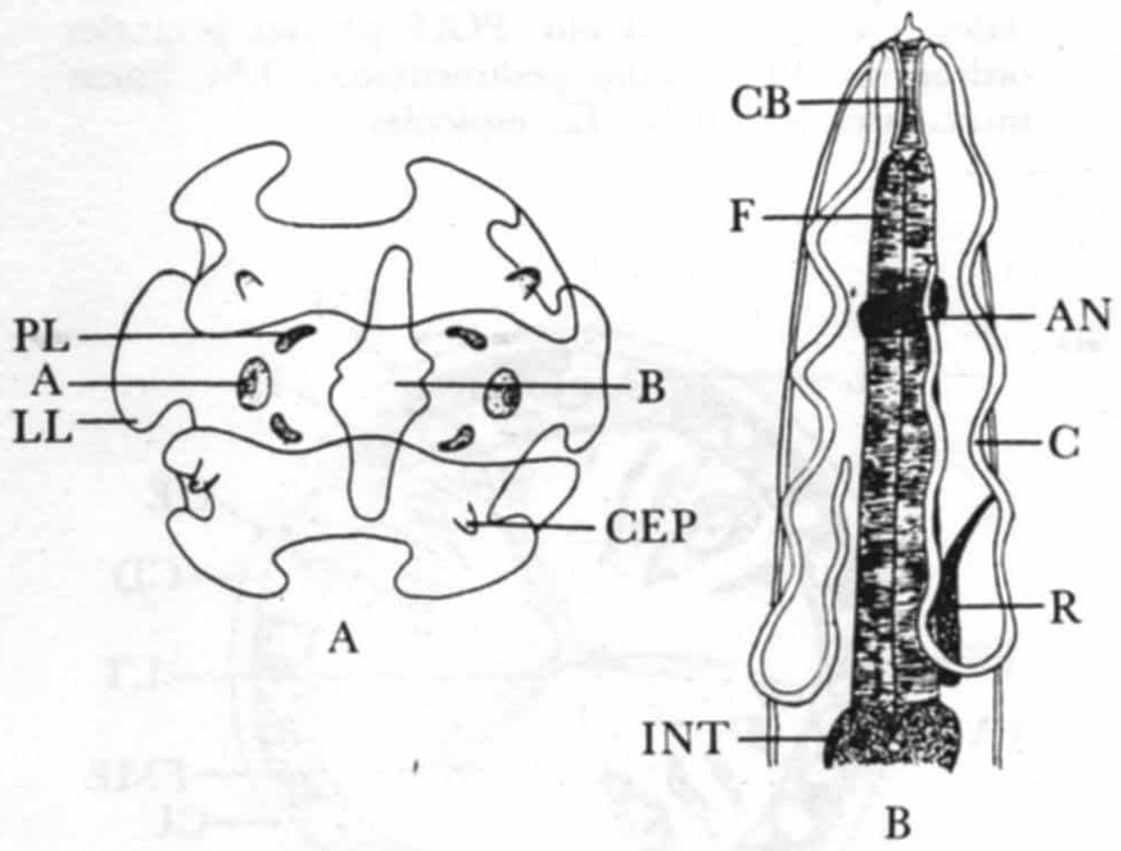


Fig. 17.17. Estructuras de nematodo. A. Vista frontal de la cabeza de *Parabronema*, un parásito intestinal del elefante, que muestra los escudos cefálicos y los cordones. (Copiado de Baylis, 1921). **B.** Extremo anterior de *Dispharnys*, un parásito de aves, mostrando los cordones recurvados. (Copiado de Seurat, 1916.) A, anfidios; CB, cavidad de la "balloneta"; C, cordón; CEP, círculo externo de papilas; INT, intestino; LL, labios laterales; PL, papila labial; B, boca; AN, anillo nervioso; F, faringe; R, célula renal.

Alas. Además de las estructuras cuticulares ya mencionadas, en ciertas especies existen alas. Estas estructuras superficiales aparecen como crestas orientadas longitudinalmente. Estas alas pueden ser de varios tipos, y esta característica se utiliza para la identificación de las especies; aquéllas situadas en el margen anterior del cuerpo, se llaman alas cervicales (Fig. 17.19), las situadas hacia el extremo posterior, normalmente en los machos, reciben el nombre de alas caudales (Fig. 17.19), y aquéllas que se encuentran a lo largo de casi toda la longitud del cuerpo se conocen con el nombre de alas laterales o longitudinales. Estas crestas suelen presentarse en número de 1 a 4, siendo el 2 el número más frecuente, y son, primordialmente, extensiones de la cutícula.

Bolsas copulatrices. Estas estructuras se localizan en la porción posterior del cuerpo de ciertos nematodos machos que pertenecen a las superfamilias Strongyloidea y Dioctophymoidea. Estas estructuras especializadas son unas prolongaciones en forma de aleta que están sostenidas por unas expansiones musculares a modo de costillas (Fig. 17.19). La función de la bolsa es facilitar la fijación del macho a la hembra durante la cópula. Las bolsas de estrongiloideos son, estrictamente, extensiones cuticulares, mientras que las de los dioctofimoideos se forman a partir del aplanamiento de la porción posterior del cuerpo.

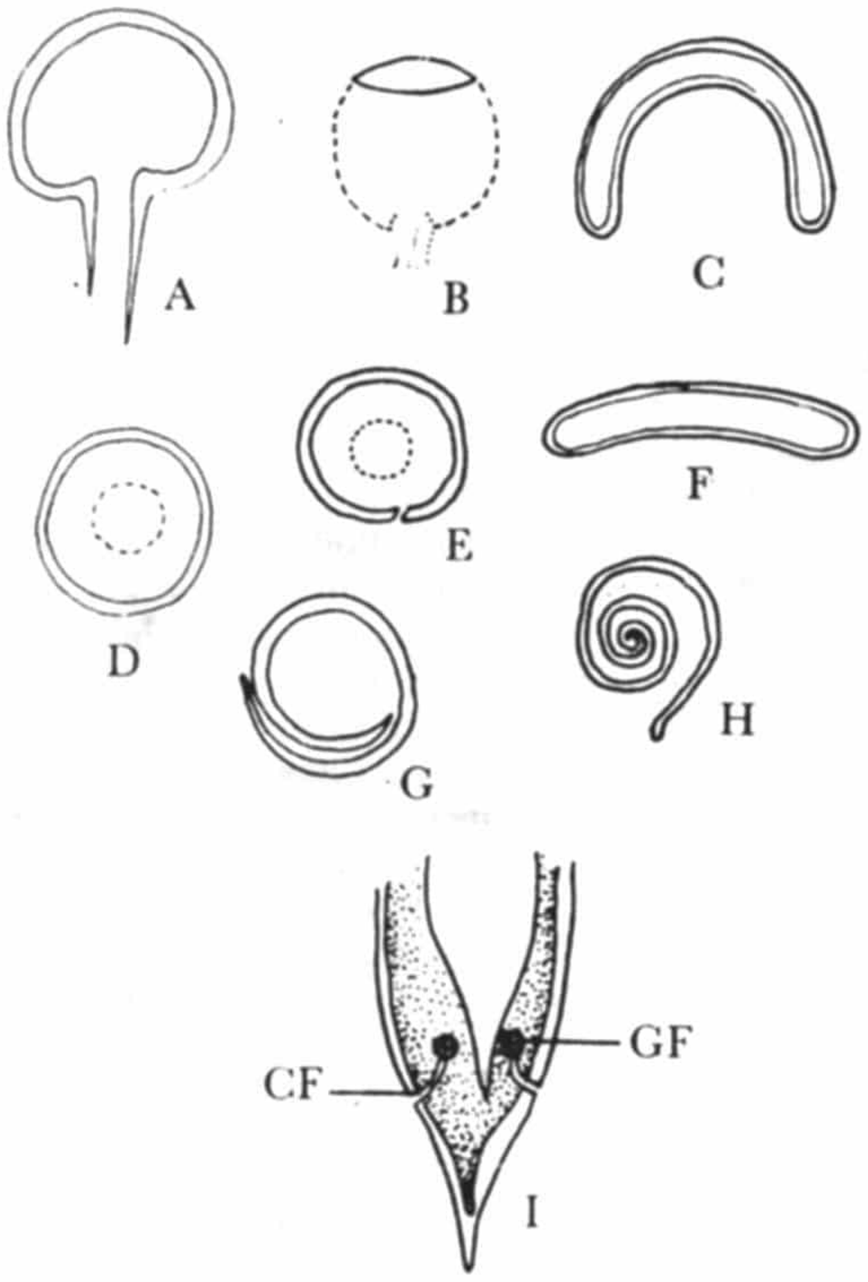


Fig. 17.18. Estructuras de nematodo. A. Anfidio de *Plectus*. **B.** Anfidio ciatiforme. **C.** Anfidio cromadoroideo. **D.** Anfidio circular. **E.** Variante de anfidio circular. **F.** Anfidio cromadoroideo. **G.** Variante de anfidio espiral. **H.** Anfidio espiral. **I.** Extremo posterior de *Rhabditis*, en el que aparecen fasmidios. (**A-H,** copiados de Stekhoven y col., 1933; **I,** copiado de Chitwood, 1930.) CF., conducto del fasmidio; GF, glándula del fasmidio.

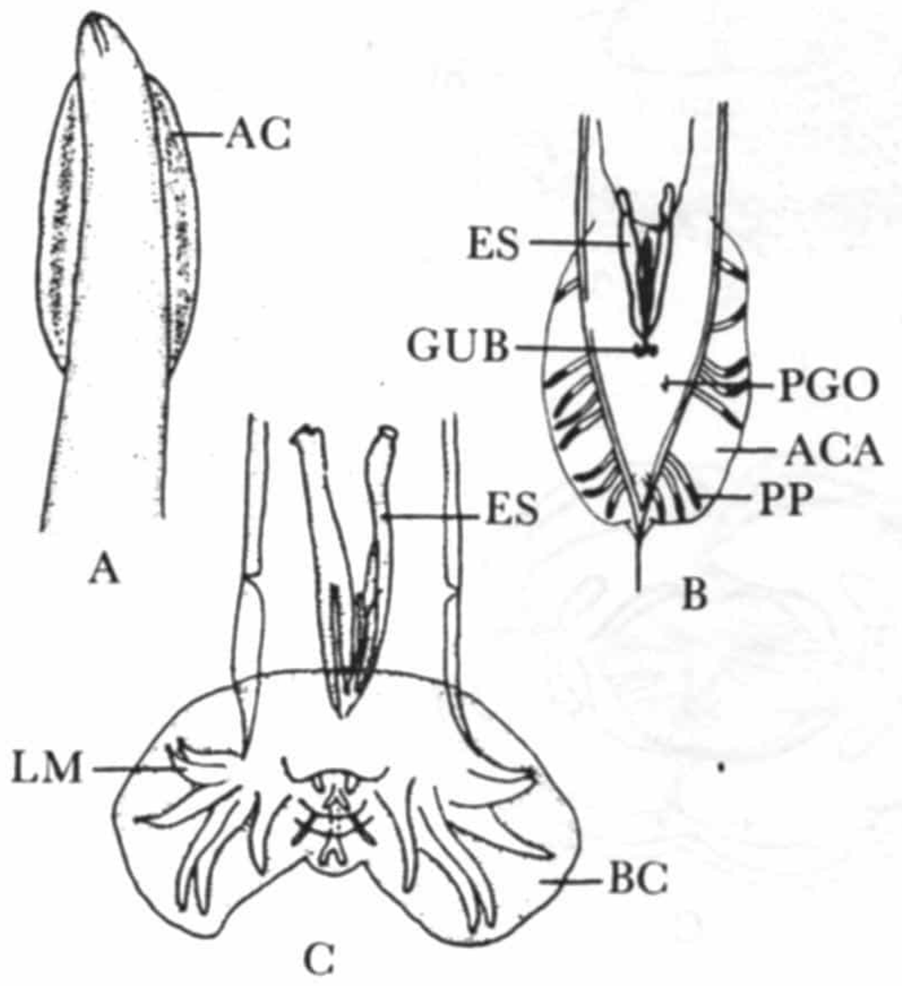


Fig. 17.19. Estructuras de nematodo. A. Extremo anterior de un nematodo con alas cervicales. **B.** Extremo posterior de *Rhabditis maupasi* con alas caudales y papilas pedunculadas. (Copiado de Stekhoven y Tennissen, 1938.) **C.** Extremo posterior de anquilostoma macho que muestra la bolsa copulatriz. BC, bolsa copulatriz; AC, alas cervicales; ACA, alas caudales; GUB, gubernáculo; PGO, papilas genitales ordinarias; PP, papilas pedunculadas; LM, líneas musculares de la bolsa; ES, espículas.

TRACTO DIGESTIVO

El tracto digestivo de los nematodos es completo. La boca se encuentra en el extremo anterior del cuerpo.

Cápsula bucal. La boca se abre dentro de la cápsula bucal, que es una cámara muy cuticularizada que en ciertas especies está revestida por crestas, varillas y láminas que sirven para mantener la forma de la cámara. No todos los nematodos poseen cápsulas bucales. Los filaroideos, por ejemplo, apenas tienen una cavidad virtual. En los rabditoideos (pág. 623), la cápsula bucal está dividida en tres partes: el vestíbulo anterior, queilostoma; la parte central, que es la más larga, protostoma; y la posterior, que es la más pequeña, telostoma. En algunas especies la cápsula bucal está provista de arpones, estiletes o dientes. Por ejemplo, en los anquilostomas *Ancy-*

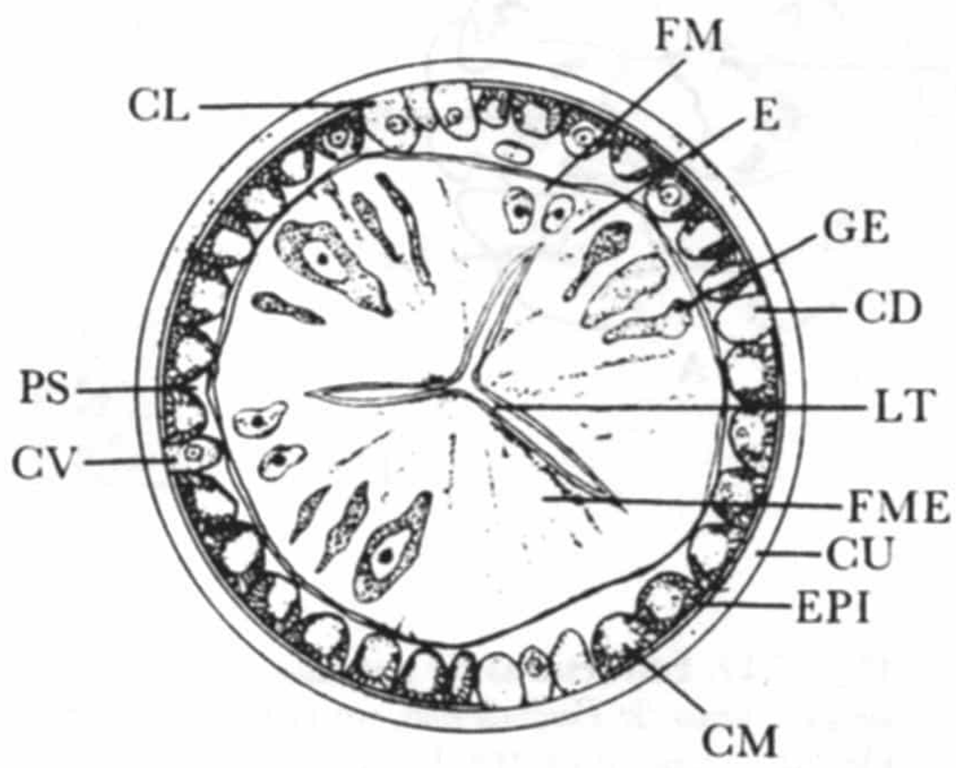


Fig. 17.20. Esófago de nematodo. Corte transversal, a nivel del esófago, que muestra el característico lumen trirradiado y otras estructuras. CU, cutícula; CD, cordón dorsal; EPI, epidermis; CL, cordón lateral; FM, fibras marginales; CM, capa muscular; FME, fibras musculares del esófago (faringe); GE, corte de las glándulas esofágicas; E, esófago (faringe); PS. pseudocele; LT, lumen trirradiado; CV, cordón ventral. (Copiado de Chitwood, 1931.)

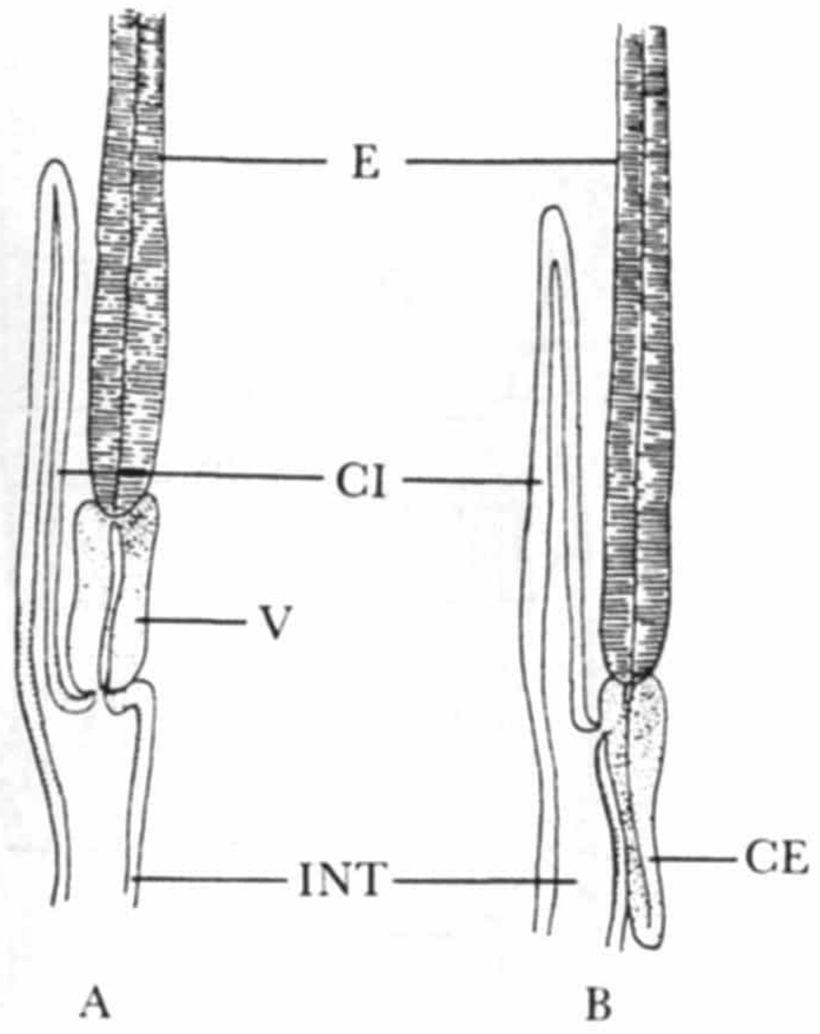


Fig. 17.21. Estructuras de nematodo. A. Aparato digestivo de *Porrocaecum* en que aparece el ciego lateral del intestino. **B.** Aparato digestivo de *Contracaecum* que muestra el ciego lateral del intestino. CE, ciego esofágico; E, esófago; CI, ciego intestinal; INT, intestino; V, ventrículo. (Copiado de Baylis, 1920.)

lostoma duodenale y *Necator americanus* hay dos láminas cortantes, cada una provista de tres dientes (también llamados garfios).

Esófago. La cápsula bucal se comunica con el esófago*, que es una estructura alargada envuelta por una pared membranosa. El lumen del esófago es típicamente trirradiado si se observa un corte transversal del mismo (Fig. 17.20). El esófago está formado por células dispuestas sincitialmente.

Dentro de la cubierta membranosa del esófago existe una capa muscular espesa que rodea el lumen. Hay tres glándulas esofágicas ramificadas (una dorsal y dos ventrolaterales) embebidas en la capa muscular. Estas glándulas se comunican con el esófago, y sus secreciones son conducidas desde el esófago a la cápsula bucal.

El esófago tiene, normalmente, bulbos que se muestran como estructuras hinchadas. Si el bulbo está situado en el extremo posterior del esófago, recibe el nombre de bulbo terminal**; si se encuentra en la región media se le llama bulbo medio. Hay que distinguir entre el verdadero bulbo y el pseudobulbo. La cámara bulbar del verdadero bulbo está separada del lumen esofágico por unas válvulas endurecidas que regulan la apertura hacia el bulbo. Sin embargo, en el pseudobulbo no existen estas válvulas: En los miembros de las superfamilias Filaroidea y Spiruroidea, el esófago tiene náturaleza muscular en la parte anterior y glandular en la posterior. Entre ciertos ascaroideos, como *Contracaecum* (Fig. 17.21), del esófago surge un divertículo que se llama ciego esofágico. En otros géneros puede haber más de un ciego esofágico.

Intestino. El esófago se continúa con el intestino. La unión del esófago con el intestino tiene lugar mediante la llamada válvula esófagointestinal. El intestino de los nematodos es un tubo recto que está limitado por una capa de epitelio cúbico o columnar. Los estudios con microscopio electrónico han revelado la existencia de microvellosidades que se proyectan desde las células del epitelio intestinal. Estas células se apoyan sobre una lámina basal de tejido conectivo, sobre miofibrillas o sobre una membrana simple. Las células epiteliales son uninucleadas, excepto las de los estrongiloideos que son multinucleadas.

El intestino se divide en tres regiones: la región ventricular anterior, la región media y la región prerrectal posterior. Estas regiones difieren unas de otras en la forma del lumen, en las dimensiones y contenido de sus células, y, posiblemente, en sus funciones. Por ejemplo, la región ventricular es principalmente secretora, mientras que las regiones media y prerrectal son absorbentes.

Recto. El instestino se comunica con el recto, que es un tubo corto y aplanado que enlaza el intestino con el ano. En la mayoría de los nematodos parásitos existen glándulas uninucleadas rectales —tres en las hembras y seis en los machos— que desaguan en el recto. El recto está delimitado por una capa cuticular delgada rodeada por una capa de grandes células epiteliales que, a su vez, se halla cubierta por células musculares.

Ano. El aparato digestivo se comunica posteriormente con el exterior mediante el ano, que se localiza en la superficie ventral cerca del extremo posterior del cuerpo. Las hembras del gusano de Guinea, *Dracunculus medinensis*, y los miembros del género *Mermis* carecen de ano.

SISTEMA NERVIOSO

El sistema nervioso consiste en un anillo circumentérico, compuesto por fibras nerviosas y unos pocos ganglios, que rodean el esófago. Conectados con este anillo existen otros ganglios que, a su

* El esófago de los nematodos se designa algunas veces con el nombre de faringe; sin embargo, el primer término es el más frecuentemente utilizado por los nematólogos.

** El bulbo terminal también se conoce con el nombre de bulbo posterior o con el de bulbo cardíaco.

vez, se conectan entre sí mediante comisuras. Del anillo circumentérico salen seis nervios que se dirigen en sentido anterior, dos ventrolateralmente, dos lateralmente y dos dorsolateralmente. Estas seis fibras nerviosas, y sus ramificaciones, inervan las distintas estructuras y tejidos de la región anterior del cuerpo. Un nervio mediodorsal, uno medioventral y de uno a tres pares de nervios laterales se dirigen en sentido posterior. Estos nervios, y sus ramificaciones, inervan las distintas estructuras situadas posteriormente al anillo nervioso (Fig. 17.11). En *Ascaris*, y en otros géneros, existen numerosas comisuras que unen el nervio ventral con los nervios laterales (Fig. 17.22). Muchas de las ramificaciones de los principales nervios anteriores y posteriores finalizan como terminaciones nerviosas de naturaleza sensorial.

Sólo en los últimos años se han llevado a cabo estudios acerca de la neurofisiología de los nematodos. Se sabe que, en *Ascaris*, el líquido pseudocelómico contiene más sodio (129 mmoles/litro) que potasio (25 mmoles/litro). Por esta razón, se ha propuesto que los axones nerviosos de los nematodos funcionan de forma semejante al de otros animales: esto es, la acción nerviosa tiene lugar por influjo de iones externos de sodio y el potencial de reposo depende del exceso de potasio en el axoplasma respecto al medio externo.

Como en la mayoría de los animales, se ha constatado la existencia de acetilcolina en distintas especies de nematodos. Mellanby (1955) ha constatado que la porción anterior de *Ascaris*, donde se localiza el anillo circumentérico, contiene quince veces más actividad acetilcolínica que la pared del cuerpo.

Ascaris posee nervios motores e inhibidores. Esto se ha probado por el hecho de que la estimulación eléctrica en la región del anillo circumentérico, con una fecuencia de cinco por segundo, inhibe tanto las contracciones espontáneas como las estimuladas eléctricamente. Asimismo, la inhibición se manifiesta a los 0,1 mseg, lo que indica que el efecto tiene naturaleza nerviosa. Eliminando el cordón nervioso ventral se suprime el 80 % del efecto inhibidor, mientras que si se secciona el cordón nervioso dorsal , la reducción del efecto inhidor es aun mayor, (Goodwin y Vaughan Williams, 1963).

Se han investigado los efectos de un gran número de drogas sobre el sistema nervioso de los nematodos, sin que surgiera ningún fenómeno inesperado. El lector interesado puede consultar a Lee (1965) para una sucinta revisión.

Organos sensitivos. Se sabe que los nematodos

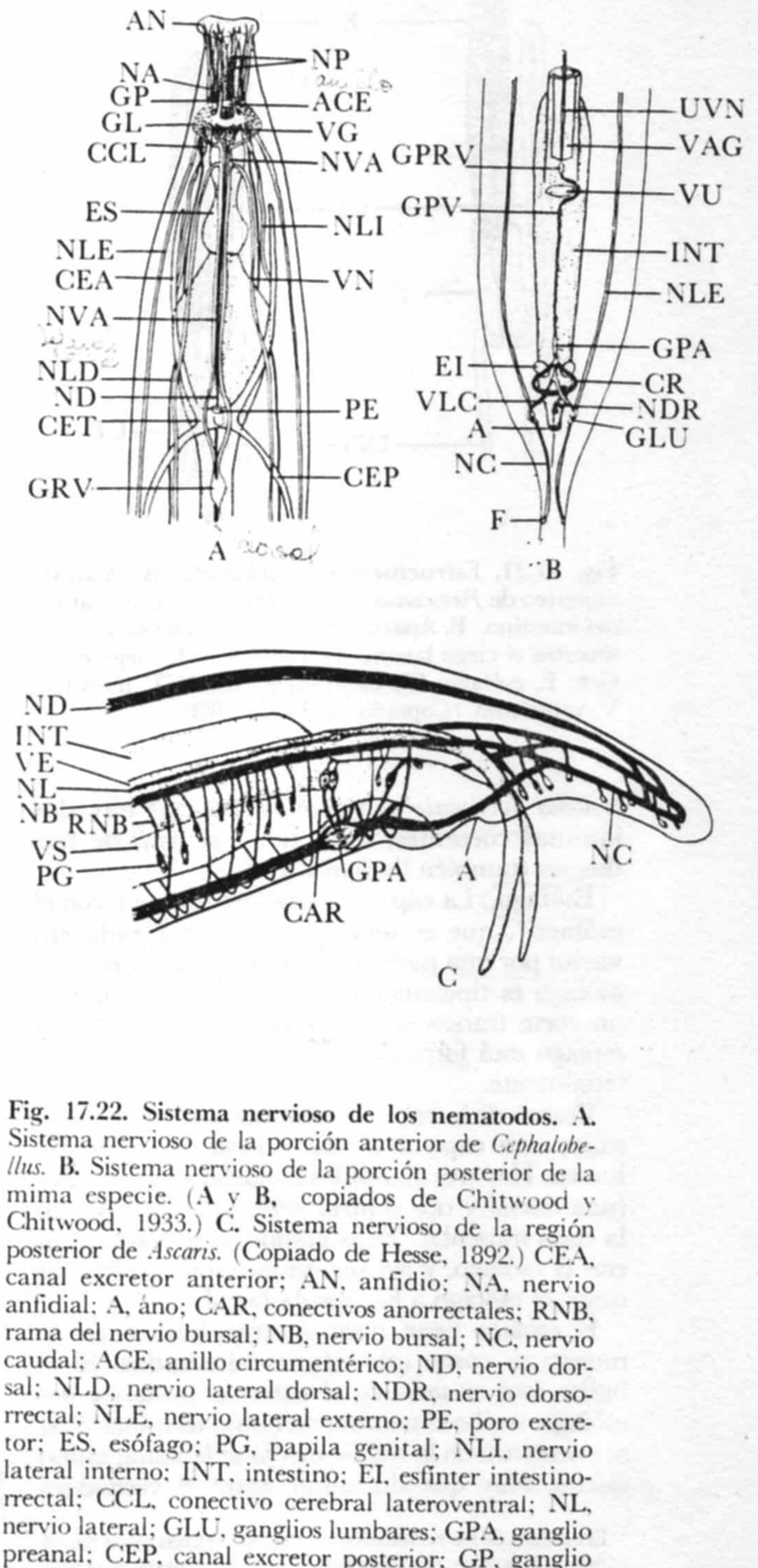


Fig. 17.22. Sistema nervioso de los nematodos. A. Sistema nervioso de la porción anterior de *Cephalobellus*. **B.** Sistema nervioso de la porción posterior de la mima especie. (**A** y **B**, copiados de Chitwood y Chitwood, 1933.) **C.** Sistema nervioso de la región posterior de *Ascaris*. (Copiado de Hesse, 1892.) CEA, canal excretor anterior; AN, anfidio; NA, nervio anfidial; A, ano; CAR, conectivos anorrectales; RNB, rama del nervio bursal; NB, nervio bursal; NC, nervio caudal; ACE, anillo circumentérico; ND, nervio dorsal; NLD, nervio lateral dorsal; NDR, nervio dorsorrectal; NLE, nervio lateral externo; PE, poro excretor; ES, esófago; PG, papila genital; NLI, nervio lateral interno; INT, intestino; EI, esfínter intestinorrectal; CCL, conectivo cerebral lateroventral; NL, nervio lateral; GLU, ganglios lumbares; GPA, ganglio preanal; CEP, canal excretor posterior; GP, ganglio papilar; F, fasmidio; NP, nervios papilares; GPV, ganglios post-vulvares; GPRV, ganglio prevulvar; NVA, nervios ventrales apareados; CR, comisura rectal; GRV, ganglio retrovesicular; VE, vaina de la espícula; CET, canal excretor transversal; VS, vesícula seminal; VU, vulva; VAG, vagina.

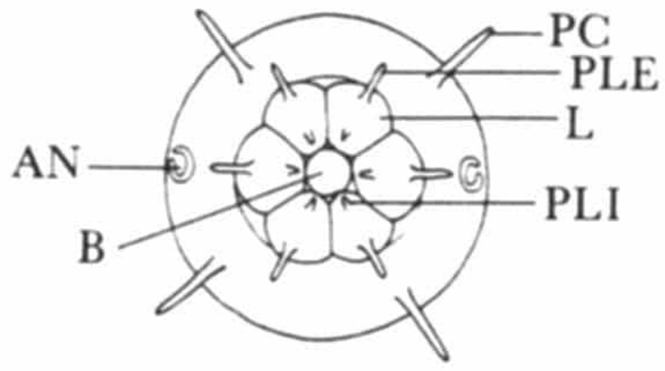


Fig. 17.23. Papilas labiales y cefálicas. Vista frontal de nematodo mostrando la posición de la boca, labios, anfidios y papilas. AN, anfidio; PC, papila cervical; PLI, papila labial interna; L, labio; B, boca; PLE, papila labial externa. (Copiado de Jones, 1959.)

poseen quimiorreceptores, mecanorreceptores y fotorreceptores; asimismo, pueden existir otros tipos de receptores. Las papilas labiales y cefálicas situadas en la región cefálica (Fig. 17.23) son mecanorreceptores, y están inervadas por ramificaciones de los nervios papilares que, se sabe, son colinérgicos.

Se cree que los anfidios y fasmidios de los nematodos son quimiorreceptores. Aunque la existencia de fotorreceptores sólo se ha demostrado en nematodos de vida libre, es muy probable que también se presenten entre las especies parásitas, especialmente entre los estados larvarios de vida libre.

APARATO EXCRETOR

El sistema excretor de los nematodos, cuando existe, es único y no comparable a los sistemas excretores de otros asquelmintos, ni al sistema protonefridial de los platelmintos. En los nematodos, cada gusano está provisto de una única célula renal (o bien un par de ellas), que se caracteriza por ser una gran célula glandular que se comunica con el exterior a través del poro excretor, que se halla situado anteriormente, a la

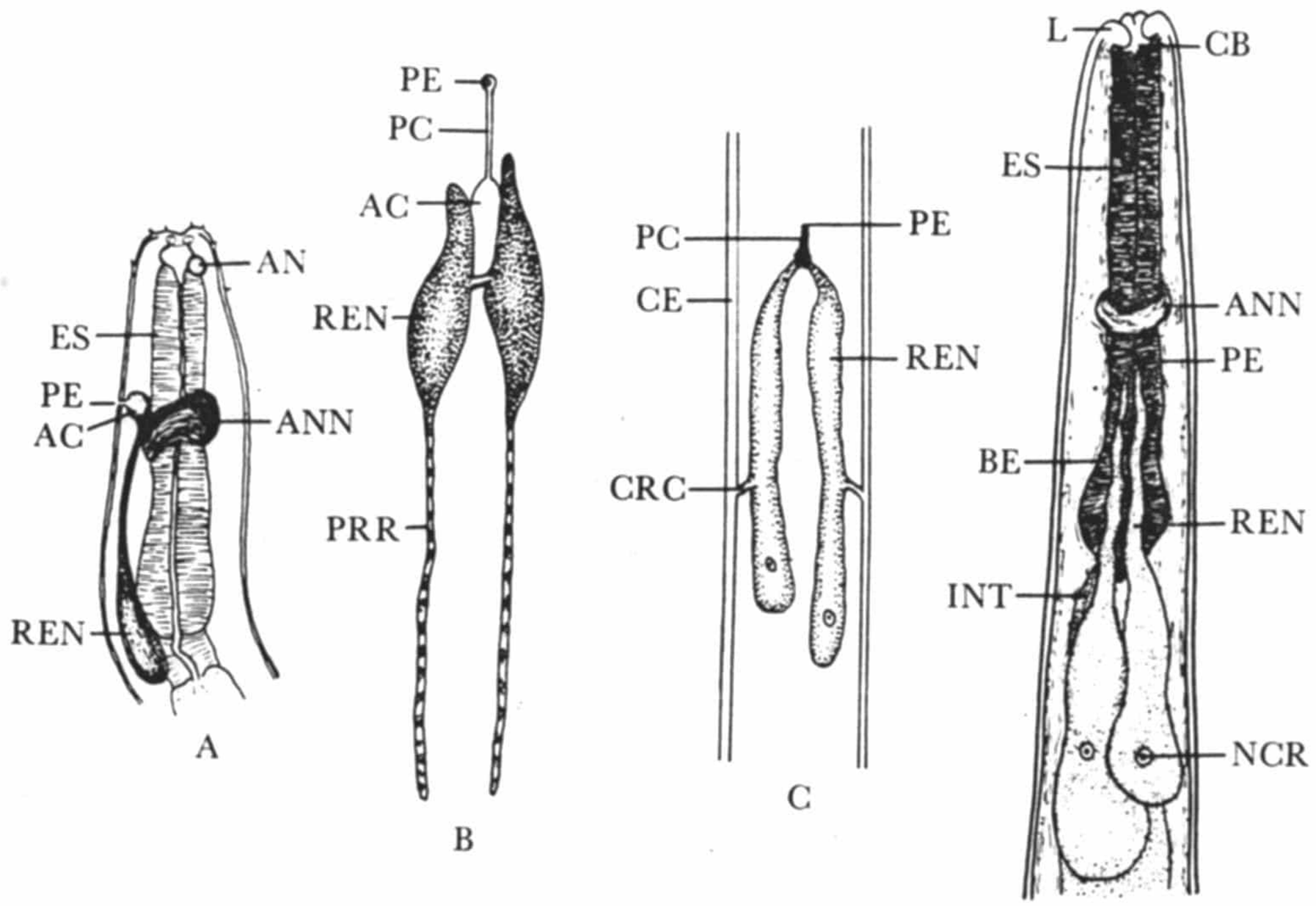


Fig. 17.24. Sistema excretor de nematodos. A. Extremo anterior de *Linhomeus* en que se observa el sistema excretor. (Copiado de Kreis, 1929.) **B.** Sistema excretor de la larva de *Ancylostoma* que muestra los canales posteriores que proceden de la célula renal. (Copiado de Stekhoven, 1927.) **C.** Sistema excretor de *Oesophagostomum* que muestra las conexiones laterales de las células renales a los canales excretores. (Copiado de Chitwood, 1931.) **D.** Sistema excretor de *Rhabdias* con dos células renales. (Copiado de Stekhoven, 1927.) AN, anfidio; AC, ampolla contráctil; CB, cápsula bucal; CRC, conexión entre la célula renal y el canal excretor; PC, pedúnculo común; BE, bulbo esofágico; CE, canal excretor; PE, poro excretor; ES, esófago; INT, intestino; L, labios; ANN, anillo nervioso; NCR, núcleo de la célula renal; PPR, proyección posterior de la célula renal; REN, célula renal.

altura del anillo circumentérico, aunque en ocasiones puede desplazarse levemente de esa posición (Fig. 17.24). En algunos géneros, como *Ancylostoma* y *Oesophagostomum*, existe una expansión tubular de la célula renal. En *Ancylostoma*, esta expansión surge directamente de la célula renal (Fig. 17.24), en *Oesophagostomum* el canal es lateral a la célula renal y está situado en la línea lateral de la pared del cuerpo; en este caso, el canal se une a la célula renal mediante un corto conducto (Fig. 17.24). Las células renales pueden desaguar independientemente al exterior, a través del poro excretor, como en *Rhabdias* (Fig. 17.24), o bien las dos células renales pueden unirse formando una estructura en forma de H. El travesaño de la H está conectado con una ampolla contráctil común que, a su vez, expele los desechos mediante movimientos pulsátiles a través del poro excretor pasando por un pedúnculo común. Este modelo se ha encontrado en *Ancylostoma* (Fig. 17.24). Las dos células renales también pueden unirse anteriormente, en cuyo caso los desechos son expelidos a un pedúnculo común que se comunica con el poro excretor. Este modelo se ha encontrado en *Oesophagostomum* (Fig. 17.24).

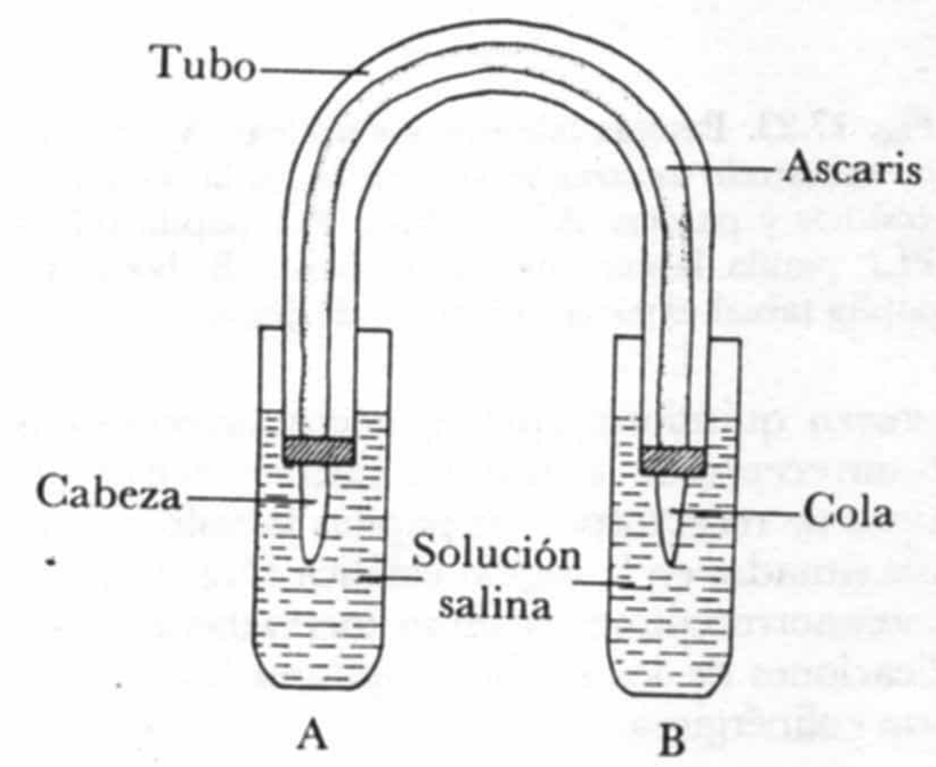


Fig. 17.25. Aparato para el estudio de la excreción en *Ascaris*. El gusano es introducido en un tubo en U conteniendo aire húmedo. La cabeza y la cola, que sobresalen del tubo, se sumergen en los vasos A y B, que contienen solucion salina. La mayor parte del nitrógeno excretado se detecta en el vaso B, habiendo poco en el vaso A, que contiene la cabeza, en la que se halla el poro excretor. En esta situación *Ascaris* produce más urea y menos amoniaco que los individuos libres. (Copiado de Savel, 1955.)

Tabla 17.1. *Productos nitrogenados excretados* in vitro[a] *por algunos nematodos sometidos a ayuno*

NEMATODO	NITROGENO TOTAL EXCRETADO (MG/GM PESO FRESCO/24 HORAS)	TIPO DE COMPUESTO NITROGENADO EXPRESADO EN % RESPECTO AL TOTAL					
		AMONIACO	UREA	PEPTIDO	AMINO-ACIDO	AMINA	ACIDO URICO
Caenorhabditis (Libre)	—	+[b]	0	—	+	T	0
Ascaris							
Aeróbico	0,4	69	7	21	+	—	0
Anaeróbico	0,4	71	6	18	+	—	0
En tubo en U	0,4	27	52	19	—	—	0
Larvas						+	—
Nematodirus							
Aeróbico	1,36	42	14	35	+	—	3
Anaeróbico	1,72	29	4	35	+	—	4
Ascaridia							
Aeróbico	0,35	56	12	15	+	—	0
Anaeróbico	0,37	59	15	15	+	—	0
Trichinella (larva)							
Aeróbico	2,8	33	0	21	28	7	0
Nippostrongylus (3.er estado larvario)							
Aeróbico	—	+	0	—	—	+	—

[a] Datos de Weinstein, 1955.
[b] +, presente; 0, ausente; —, sin información; T, en pequeñas cantidades.

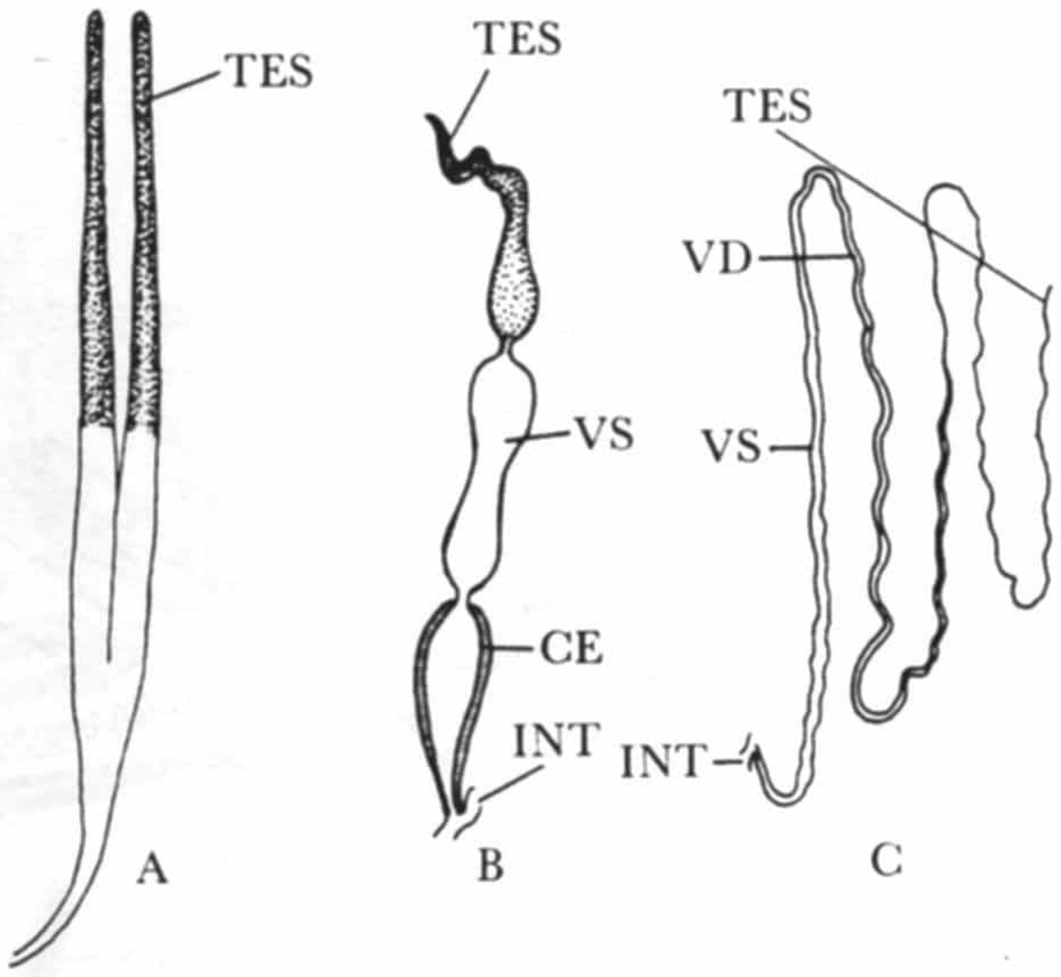


Fig. 17.26. Sistema reproductor de nematodo. A. Sistema reproductor del macho de *Heterodera marioni* con dos testículos paralelos. (Copiado de Atkinson, 1889.) **B.** Sistema reproductor del macho de *Camallanus* con un solo testículo anterior. (Copiado de Törnquist, 1931.) **C.** Sistema reproductor del macho de *Ascaris* con un único y largo testículo curvado y con su conducto. CE, conducto eyaculador; INT, intestino; VS, vesícula seminal; TES, testículo; VD, vaso deferente.

La célula renal y los tubos asociados con ella, actúan como superficies absorbentes que recogen los desechos que se encuentran en el pseudocele. No todos los nematodos parásitos tienen sistema excretor; por ejemplo, los estados adultos de los miembros de las superfamilias Dioctophymoidea y Trichuroidea carecen de sistema excretor. Sin embargo, en las larvas de estas superfamilias se ha encontrado un sistema excretor semejante al de *Oesophagostomum*.

Las especies que carecen de sistema excretor estructural, eliminan sus desechos metabólicos a través de la cutícula y del ano. El principal desecho nitrogenado es amoniaco. Cuando se expele a través del sistema de células renales, de la cutícula o del ano, el amoniaco es rápidamente diluido hasta niveles no tóxicos. Los experimentos con *Ascaris* han demostrado que, cuando se coloca al gusano en solución salina, el 60 por 100 del nitrógeno total excretado es amoniaco, y sólo el 7 por 100 urea. Sin embargo, si se le suspende en aire húmedo en el interior de un tubo en U, con solo la cabeza y la cola introducidas en la solución salina (Fig. 17.25), la cantidad de amoniaco producido desciende al 27 por 100 del nitrógeno total producido, mientras que la cantidad de urea se eleva al 52 por 100 (Tabla 17.1). Esto indica que cuando el gusano es sometido a una tensión osmótica, esto es, cuando el volumen de líquido que atraviesa la cutícula desciende, ocasionando una acumulación de amoniaco en los tejidos, *Ascaris* experimenta un cambio, pasando de excretar amoniaco a producir urea (Weinstein; 1960). Este interesante mecanismo representa una considerable ventaja selectiva del nematodo ya que, como resultado del cambio, hay menos posibilidades de que se acumule amoniaco hasta alcanzar niveles tóxicos, al excretarse el nitrógeno en forma de urea, que es mucho menos tóxica.

SISTEMA REPRODUCTOR

Los nematodos son, por lo general, animales dioicos. Los machos se distinguen de las hembras exteriormente por su tamaño más pequeño, su extremo posterior curvado y por la presencia de bolsas y ~~otras estructuras~~ reproductoras accesorias. Aunque se han constatado casos de hermafroditismo protándrico entre los nematodos de vida libre, entre las especies parásitas la fecundación intersexual es la más frecuente. Sin embargo, se conocen algunas especies monoicas que se pueden reproducir por partenogénesis o por autofecundación.

Sistema reproductor masculino. Los machos, generalmente, tienen un solo testículo, aunque las especies con dos testículos no son raras. El testículo es tubular y generalmente curvado y/o recurvado (Fig. 17.26). En los nematodos se pueden reconocer dos tipos de testículos: el tipo telegónico, en el que la proliferación de las células germinales tiene lugar sólo en el extremo ciego del alargado testículo, y el tipo hologónico, en el que la proliferación de las células germinales tiene lugar a lo largo de toda la longitud del testículo; este segundo tipo se ha encontrado en miembros de las superfamilias Dioctophymoidea y Trichuroidea.

Ascaris lumbricoides, el conocido parásito intestinal del hombre y del cerdo, es un animal muy utilizado en los estudios citológicos, ya que los distintos estados de la gametogénesis se pueden observar, uno tras otro, a lo largo de su testículo telegónico. El delgado vaso deferente, (o conducto espermático) es una continuación del extremo posterior del testículo. El vaso deferente se dirige posteriormente y antes de terminar se ensancha, formando la vesícula seminal. La

pared de la vesícula seminal tiene fibras musculares; esta vesícula se comunica con el recto mediante un conducto eyaculador muscular (Fig. 17.26). En algunas especies existen glándulas prostáticas unicelulares a lo largo del conducto eyaculador, que desaguan en el conducto.

Los machos de los nematodos poseen, normalemente, una o dos espículas copulatrices, siendo este último el número más frecuente. Estas estructuras cuticulares, que suelen parecer estiletes algo curvados y puntiagudos, se hallan insertas en sus respectivas vainas espiculares, que son unas estructuras localizadas en la pared rectal (generalmente denominada pared cloacal). Cada espícula contiene un núcleo central citoplasmático y es segregada por las células que tapizan la bolsa de la espícula.

Además de las espículas, en algunas especies existe un gubernáculo endurecido. Esta estructura se dispone a lo largo de la pared dorsal de la bolsa de la espícula y, frecuentemente, tiene los márgenes curvados hacia dentro (Fig. 17.27). El gubernáculo actua como guía de las espículas cuando éstas se extienden. Algunos miembros de la superfamilia Strongyloidea tienen otra estructura endurecida y curvada: el telamón. Cada uno de sus dos brazos está en relación con las paredes laterales de la cloaca (Fig. 17.27). El telamón también actúa como guía de las espículas cuando son extendidas. El movimiento de las espículas está controlado por músculos. La forma, tamaño y número de espículas copulatrices y de estructuras accesorias son de importancia taxonómica. Algunos nematodos carecen de espículas copulatrices, como es el caso de la triquina, *Trichinella spiralis*.

Sistema femenino. El sistema reproductor femenino está, corrientemente, formado por dos ovarios (didélficos), que se extienden en direcciones opuestas: uno se dirige anteriormente, mientras que el otro lo hace posteriormente (Fig. 17.28). Algunas especies poseen un solo ovario (monodélficos) que se puede extender anterior o posteriormente, según la especie. Los ovarios aparecen como tubos derechos, enroscados o muy plegados.

Del extremo proximal de cada ovario surge un oviducto, revestido por epitelio columnar. El extremo proximal de cada oviducto se ensancha levemente formando una cámara que es el receptáculo seminal, que une el oviducto con el útero tubular. Los dos úteros, cada uno asociado con un ovario, se unen en la zona próxima al gonoporo femenino para formar la vagina, que se abre al exterior mediante el gonoporo.

El gonoporo se halla generalmente, a lo largo de la línea media ventral del tercio medio del cuerpo. No obstante, puede estar en una posición más anterior o posterior, dependiendo de la especie. En algunos miembros de las superfamilias Strongyloidea y Spiruroidea, la vagina está fuertemente musculada y expulsa los huevos mediante la contracción y distensión de estos músculos. Una vagina que actúa de esta forma recibe el nombre de oviyector. Su histología y función son comparables a las del metratermo encontrado en algunos gusanos planos.

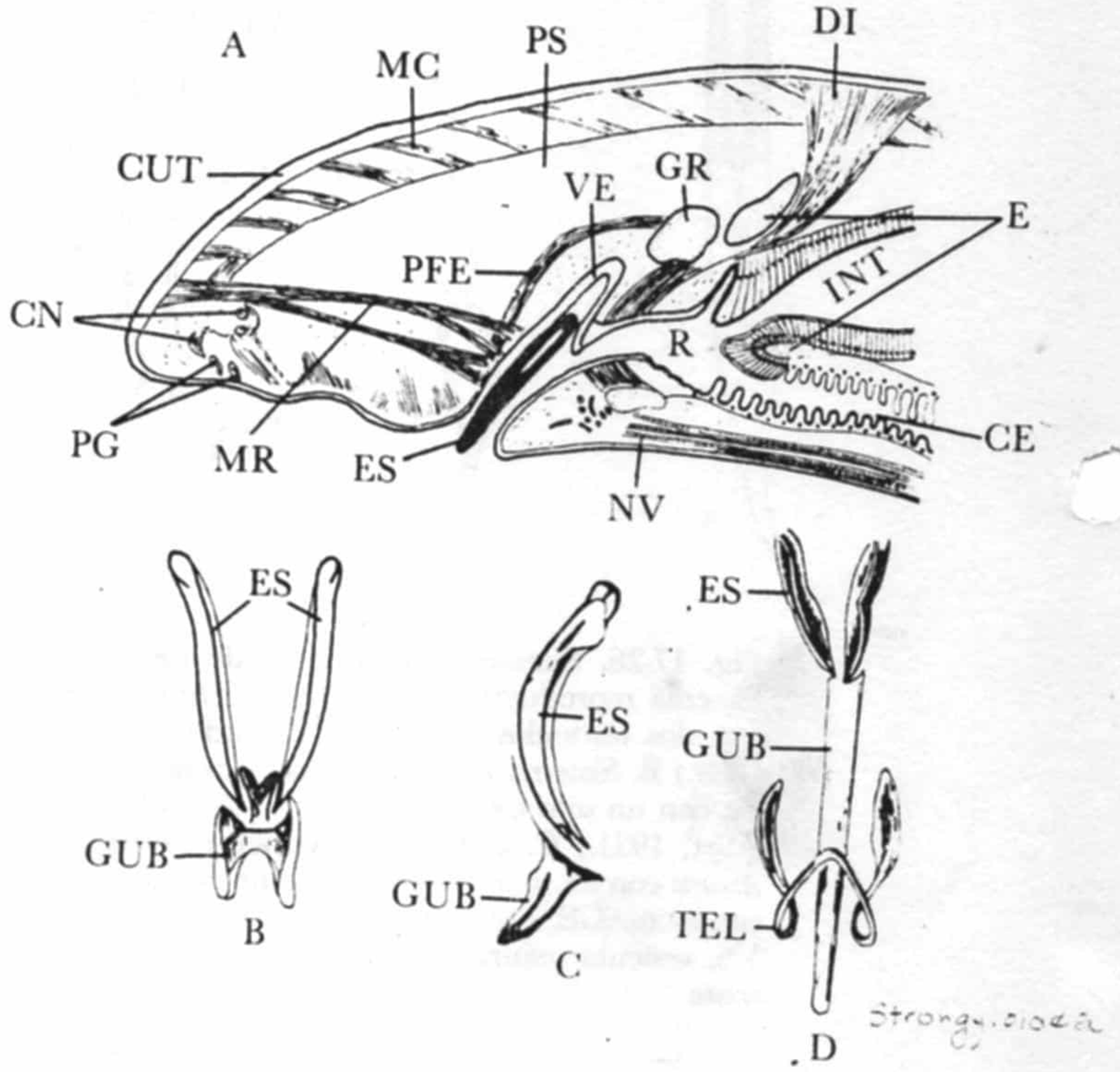


Fig. 17.27. Sistema reproductor masculino de nematodos. A. Corte sagital del extremo posterior de *Ascaris* que muestra la relación entre las espículas y el recto. (Copiado de Voltzenlogel, 1902.) **B.** Espículas y gubernáculo de un nematodo cromadoroideo. **C.** Vista lateral de los mismos. (**B** y **C**, copiados de Man, 1907.) **D.** Armadura reproductora del macho de un nematodo tricostrongiloideo. (Copiado de Hall, 1921.) MC, músculos copulatrices; CUT, cutícula; DI, dilatador del intestino; CE, conducto eyaculador; PG, papilas genitales; GUB, gubernáculo; INT, intestino; CN, células nerviosas; PS, pseudocele; PFE, protractor de la vaina de la espícula; R, recto; GR, glándula rectal; MR, músculo rectractor; E, esfínteres; ES, espícula; VE, vaina de la espícula; NV, nervio ventral; TEL, telamón.

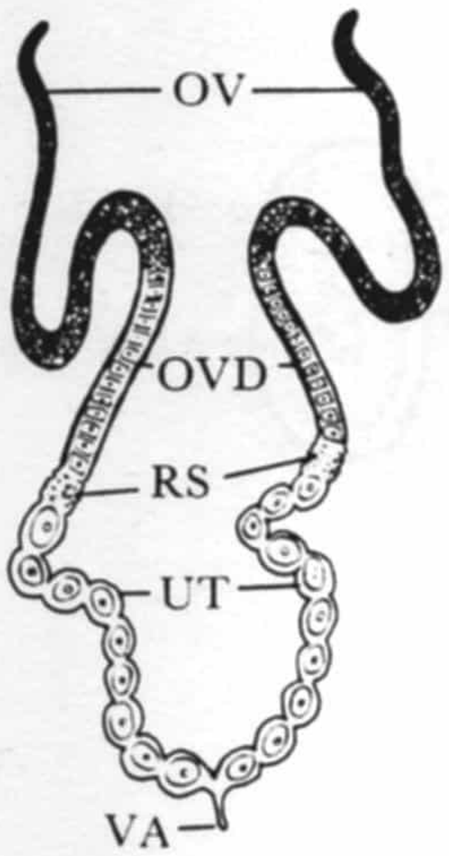


Fig. 17.28. Sistema reproductor femenino de *Heterodera*. OV, ovario; OVD, oviducto; RS, receptáculo seminal; UT, útero; VA, vagina. (Copiado de Nagakura, 1930.)

Fertilización. En los nematodos parásitos, la cópula entre el macho y la hembra es necesaria para que tenga lugar la fecundación, excepción hecha del género *Strongyloides* (pág. 626). Durante la cópula, las espículas, guiadas por estructuras auxiliares como pueden ser el gubernáculo y el telamón, se insertan en el gonoporo de la hembra. Los espermatozoos son alargados, cónicos o esféricos, sin cola flagelar y capaces de realizar movimientos ameboideos (Fig. 17.29). Los espermatozoos atraviesan la vagina y el útero y llegan al receptáculo seminal, donde tiene lugar la fecundación.

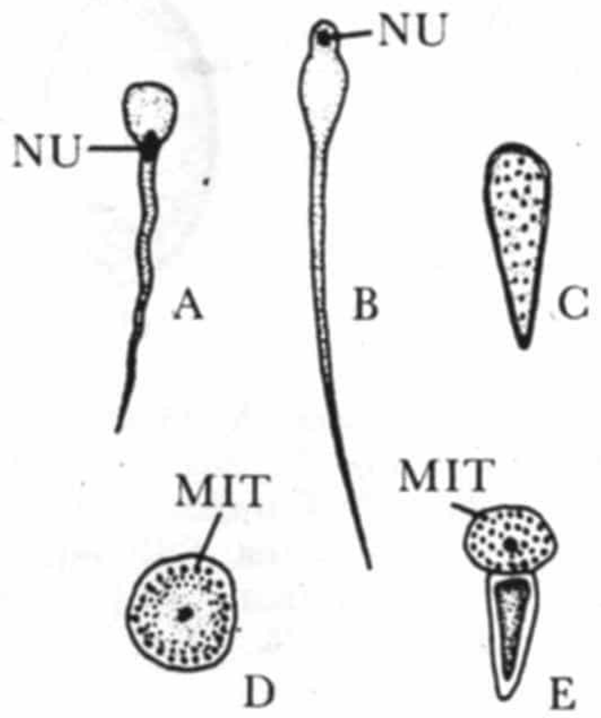


Fig. 17.29. Espermatozoos de nematodos. A. Espermatozoo de *Passalurus*. (Copiado de Meves, 1920.) **B.** Espermatozoo de *Trilobus*. (Copiado de Chitwood, 1931.) **C.** Espermatozoo de *Thoracostoma*. (Copiado de Man, 1888.) **D.** Espermatozoo de *Anaplostoma*. (Copiado de Man, 1907).) **E.** Espermatozoo de *Parascaris equorum*. (Copiado de Hyman, 1951.) MIT, mitocondrias; NU, núcleo.

El huevo. El espermatozoo completo penetra en el óvulo (ovocito) y una vez que ha entrado es segregada una membrana de fertilización. Esta cubierta incrementa gradualmente su espesor hasta que forma una cáscara quitinosa. Una segunda membrana, llamada membrana vitelina, es segregrada por el zigoto dentro de la cáscara; esta membrana está compuesta de glicósidos esterificados y tiene una solubilidad semejante a la de los lípidos. Cuando el huevo atraviesa el útero, este segrega una tercera capa, de naturaleza proteinácea, que se deposita exteriormente a la cáscara. Esta tercera capa tiene textura rugosa (Fig. 17.30) y no aparece en algunas especies, como en el tricocéfalo, *Trichuris trichiura* (Fig. 17.31).

Los huevos de los nematodos parásitos suelen depositarlos las hembras dentro del hospedador, y abandonan éste mediante sus heces. Los huevos, dependiendo de la especie, pueden contener un zigoto aún sin dividir, dividiendo en pocos blastómeros o una larva completamente formada, como en el caso de la lombriz blanca de los niños, *Enterobius vermicularis*, (Fig. 17.32). Las especies parásitas de plantas depositan sus huevos en el suelo o en el interior de células vegetales. También pueden acumularse en el interior del cuerpo del progenitor, cuyos tejidos forman la pared de un quiste que rodea a los huevos.

Eclosión. El proceso de eclosión del huevo de los nematodos parásitos puede ocurrir en dos sitios: dentro del hospedador o en el medio ambiente. En el último caso, normalmente, escapa el primer estado larvario. La eclosión del huevo en el medio ambiente está controlada en parte por factores ambientales como la temperatura, humedad, tensión de oxígeno, y parcialmente por la propia larva en el interior del huevo. Por tanto, el huevo sólo eclosiona si las condiciones externas son las adecuadas para garantizar que la larva que surja no va a estar expuesta a condiciones adversas.

Ejemplos de este tipo de huevo los proporcionan los de *Ancylostoma*, *Trichostrongylus* y *Nippostrongylus*. Los huevos de estos tres géneros salen de su hospedador en las heces y de cada uno ellos surge una primer larva de vida libre. Según Wilson (1958), la larva de *Trichostrongylus retortaeformis*, un parásito intestinal del conejo, se mueve en el interior del huevo y segrega enzimas. Este movimiento, unido a la acción enzimática, facilita la rotura de la capa más interna del huevo, lo que, a su vez, origina un aumento de la permeabilidad al agua de la cáscara del huevo, con lo que la larva ingiere agua; como resultado de todo este proceso, la presión hidrostática en el

pseudocele de la larva aumenta, esta se distiende, y aunque pierde algo de movilidad, ejerce tal presión sobre la cáscara del huevo que termina rompiéndola.

En el caso de los huevos de *Nematodirus*, un parásito intestinal de rumiantes, estos deben sufrir un período de bajas temperaturas para poder eclosionar. Este fenómeno es igual al observado en algunos insectos y tiene un gran valor para la superviviencia del parásito. Concretamente, y dado que el adulto de *Nematodirus* no puede sobrevivir en el vertebrado hospedador de una estación a otra, los huevos despositados durante el otoño sirven para mantener la población; estos huevos no sólo soportan el invierno, sino que las temperaturas bajas les estimulan para eclosionar en la primavera siguiente, manteniendo, de esta forma, la especie.

Como ya se ha dicho, la segunda categoría de huevos sólo eclosiona si previamente son ingeridos por el hospedador. En este caso, el estímulo desencadenante de la eclosión lo proporciona el medio del hospedador. Como Rogers (1960) ha demostrado, el anhídrido carbónico es el factor más importante del proceso de eclosión en los huevos de *Ascaris*. Aunque la presencia de agentes reductores, la adición de sales, y las variaciones del pH y la temperatura también contribuyen al proceso, la presencia de anhídrido carbónico gaseoso disuelto o de ácido carbónico (CO_3H_2) sin disociar influye decisivamente en la eclosión. Además, el anhídrido carbónico presente en el medio del hospedador debe estar en una concentración adecuada, ya que las concentraciones excesivamente altas inhiben la eclosión. Los huevos de *Toxocara*, un parásito del intestino de carnívoros, y los de *Ascaridia*, un parásito del intestino de aves de corral, efectúan la eclosión de esta manera, inducidos por las propiedades del medio del hospedador.

El mecanismo que interviene en la eclosión de los huevos de *Ascaris* ha sido examinado por Rogers (1960). Aparentemente, la exposición a concentraciones adecuadas de CO_2 induce a la larva la producción de una quitinasa, una esterasa y, posiblemente, una proteasa. Estas enzimas disuelven parte de la capa externa de la cáscara, y, aunque aún está encerrada por la capa interna, la larva sobresale por el orificio, y llega un momento que la capa interna se rompe (Fig. 17.33). Este mecanismo de eclosión nos muestra que las enzimas hidrolíticas segregadas por las larvas deben atravesar la membrana interna y actuar sobre la mebrana externa de la cáscara del huevo. Como sabemos que la membrana interna es bastante impermeable, debe

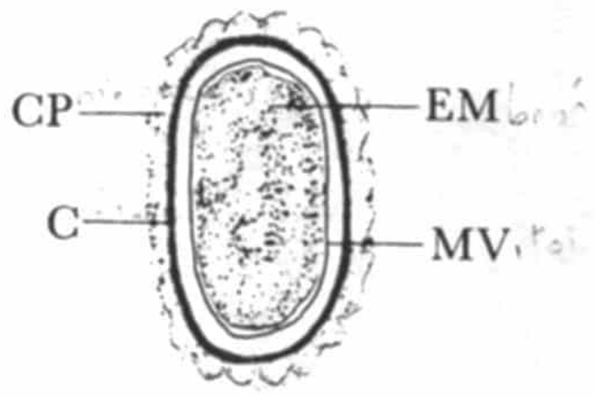


Fig. 17.30. Huevo de nematodo. Huevo fértil de *Ascaris lumbricoides* que muestra la membrana vitelina, la cáscara y la cubierta proteinácea. EM, embrión; CP, cubierta proteinácea; C. cáscara; MV, membrana vitelina.

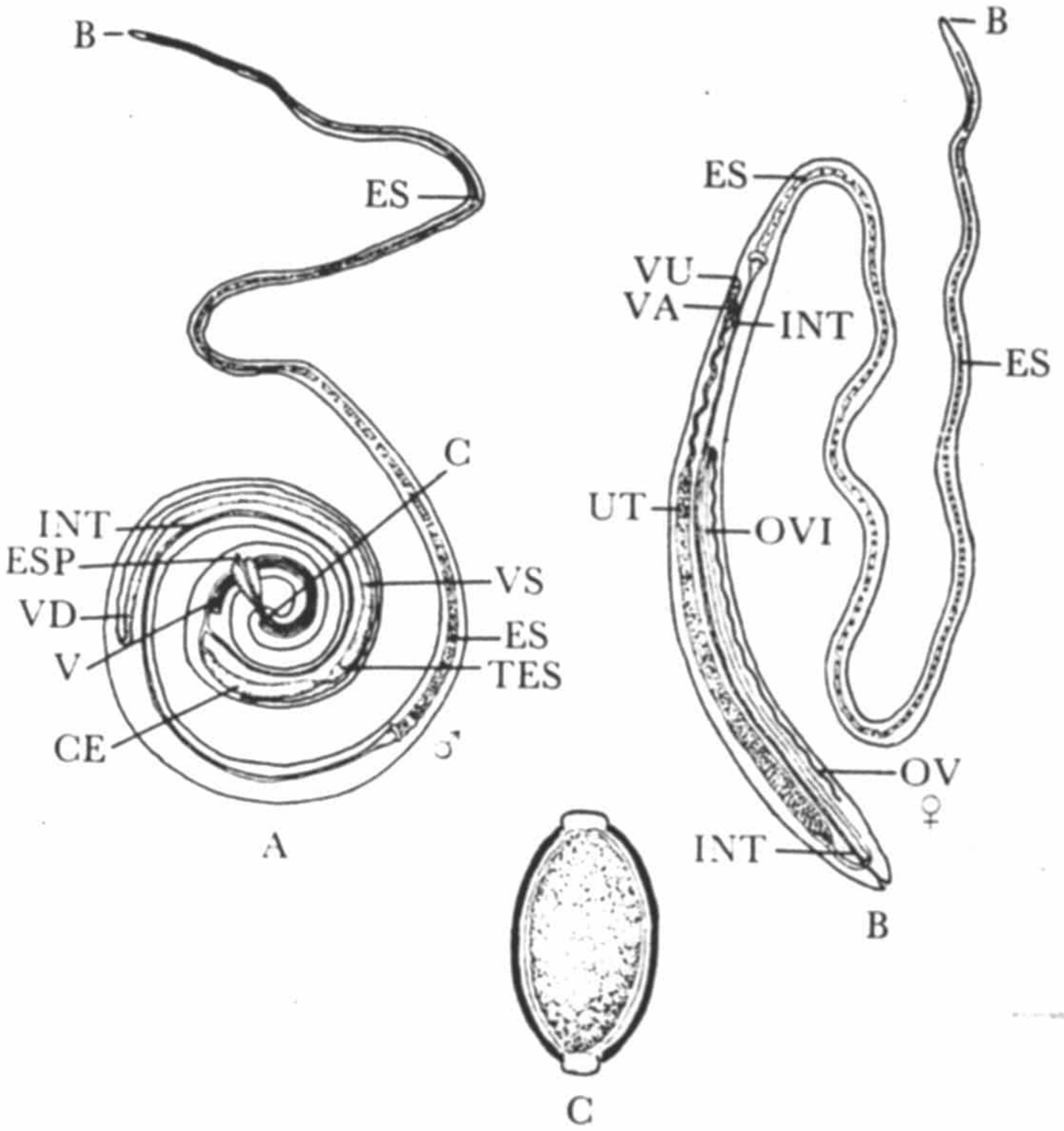


Fig. 17.31. *Trichuris trichiura.* **A.** Macho adulto. **B.** Hembra adulta. **C.** Huevo. C, cloaca; CE, conducto eyaculador; ES, esófago; INT, intestino; B, boca; OV, ovario; OVI, oviducto; V, vaina; ESP, espícula; VS, vesícula seminal; TES, testículo; UT, útero; VA, vagina; VD, vaso deferente; VU, vulva.

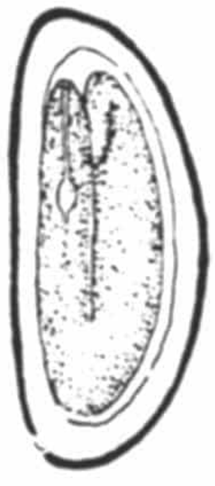


Fig. 17.32. Huevo de la lombriz blanca de los niños, *Enterobius vermicularis.*

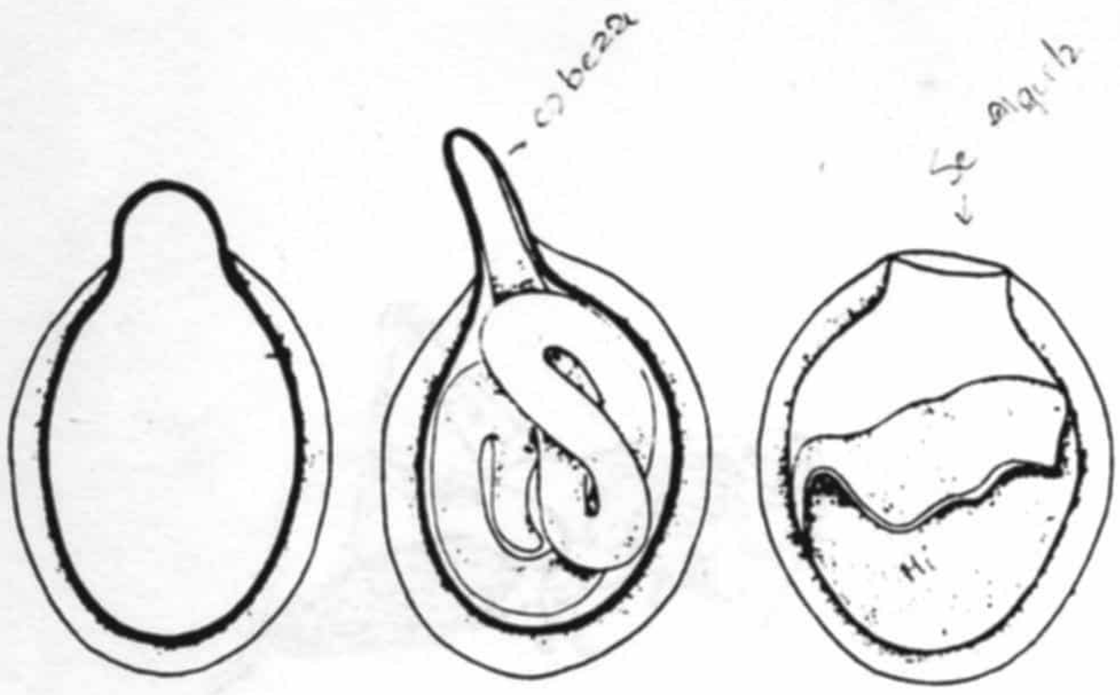


Fig. 17.33. Eclosión del huevo de *Ascaris*. **A.** El estímulo proporcionado por el hospedador ha dado lugar a una respuesta por parte de la larva (que no se muestra aquí), y que consiste en la práctica de un orificio en la capa externa de la cáscara, a través del cual la flexible capa interna se evagina hacia el exterior. **B.** La larva inserta su cabeza en la ampolla y parece que dilata la capa interna de la cáscara. **C.** La membrana interna se ha roto y la larva ha escapado del huevo, dejando la capa interna colapsada en el huevo. (Según Fairbain, 1960.)

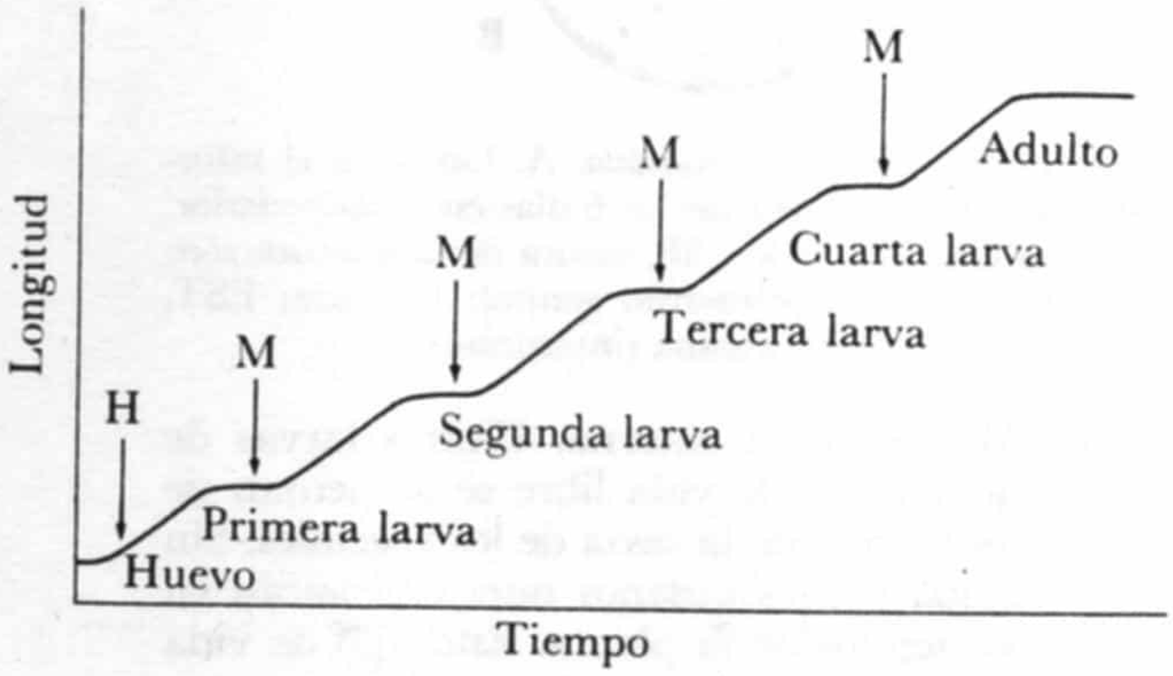
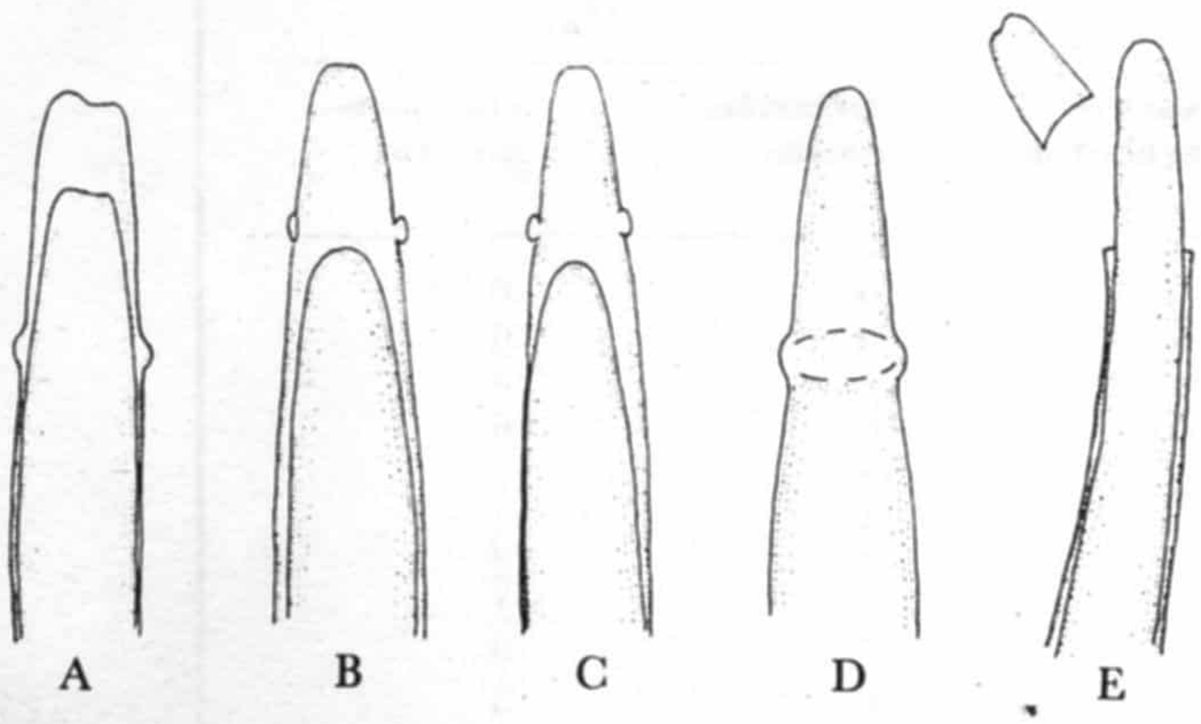


Fig. 17.34. Modelo de crecimiento de los nematodos. Ciclo vital de un nematodo hipotético que muestra los períodos de crecimiento entre las mudas. H, momento de la eclosión del huevo; M, momento de la muda. (Según Lee, 1965.)



producirse, durante el proceso de eclosión, una alteración de dicha permeabilidad. Así lo ha demostrado Fairbain (1960), que ha constatado que la trehalosa disuelta en el líquido que rodea a la larva no sale al exterior a menos que la larva sea estimulada con CO_2.

Muda. Todos los nematodos experimentan cuatro mudas durante su desarrollo (Fig. 17.34). El proceso de la muda, también conocido como ecdisis, incluye: (1) la formación de una nueva cutícula, (2) la pérdida de la cutícula vieja, y (3) la rotura de la cutícula vieja y la salida de la larva. Estas fases de la muda se conocen en los artrópodos con bastante exactitud; sin embargo, en el caso de los nematodos sólo poseemos algunos datos elementales (Rogers 1966). Trabajando con *Haemonchus contortus*, el gusano estomacal del ganado bovino y de la oveja, y con *Trichostrongylus columbriformis*, un parásito intestinal del ganado bovino y de la oveja, Rogers ha demostrado que la larva segrega un líquido desenquistante justo antes de que se produzca la pérdida de la cutícula vieja. El componente activo de este líquido es extremadamente lábil y sólo es capaz de atacar a la cutícula desde el interior, y además en una región determinada de ésta. Esta sustancia ha sido identificiada como una forma muy especializada de la enzima leucin–aminopeptidasa.

La secreción de la leucin-aminopeptidasa por parte de la larva es estimulada por el anhídrido carbónico y/o por el ácido carbónico sin disociar, pero también es importante el pH del medio (Tabla 17.2). Rogers ha postulado que el estímulo externo (CO_2) reacciona con un "receptor" de la larva, posiblemente localizado en el sistema neurosecretor, y origina la producición de distintas sustancias, entre éllas la leucin-aminopeptidasa, que están involucradas en el desarrollo de distintos órganos y tejidos y, por tanto, en la muda (Fig. 17.35).

Es interesante destacar que, a diferencia de los artrópodos, en muchas especies hay un largo período de pausa (letargo) inmediatamente antes y después de cada muda (Fig. 17.34). Que ocurra

Fig. 17.35. Estados durante el proceso de ecdisis de las larvas infectivas de los nematodos tricostrongiloideos (ejemplos, *Trichostrongylus*, *Ostertagia* y *Haemonchus*). La cubierta, que encierra el tercer estado larvario, se hincha localmente en una zona próxima a la región anterior (**A,B**) y se separa en dos capas (**C**). La capa interna es disuelta (**D**), dando lugar a un área debilitada en forma de anillo. El extremo de la cubierta se rompe en forma de casquete (**E**) y la larva, serpenteando, queda libre. (Copiado de Lapage, 1935.)

un crecimiento más o menos continuo depende de la capacidad para formar la nueva cutícula. Se desconoce como tiene lugar este proceso.

Estudio de los ciclos evolutivos

Los detalles característicos de los modelos de ciclo vital de los distintos nematodos parásitos se facilitan más adelante. Sin embargo, parece apropiado comentar algunos modelos generales de ciclo vital hallados en nematodos parásitos de animales y plantas. En la Tabla 17.3 se han dibujado algunos ciclos vitales encontrados en superfamilias que incluyen especies que originan daños económicos.

El parasitismo de los nematodos oscila desde el parasitísmo accidental durante los estados larvario o adulto, hasta el parasitismo obligatorio. La siguiente clasificación de los distintos grados de parasitismo puede ser útil para el conocimiento de la progresiva complicación de las relaciones hospedador-parásito entre los nematodos.

I. Ciclo de las especies no parásitas.

A. Especies completamente libres. Los nematodos de vida libre depositan normalmente sus huevos en el suelo o en el agua. Las larvas en desarrollo experimentan diversas mudas, con pequeñas diferencias morfológicas, y posteriormente se transforman en adultos. Este modelo de ciclo evolutivo representa un ciclo vital directo sin la utilización de hospedadores intermediarios ni definitivos.

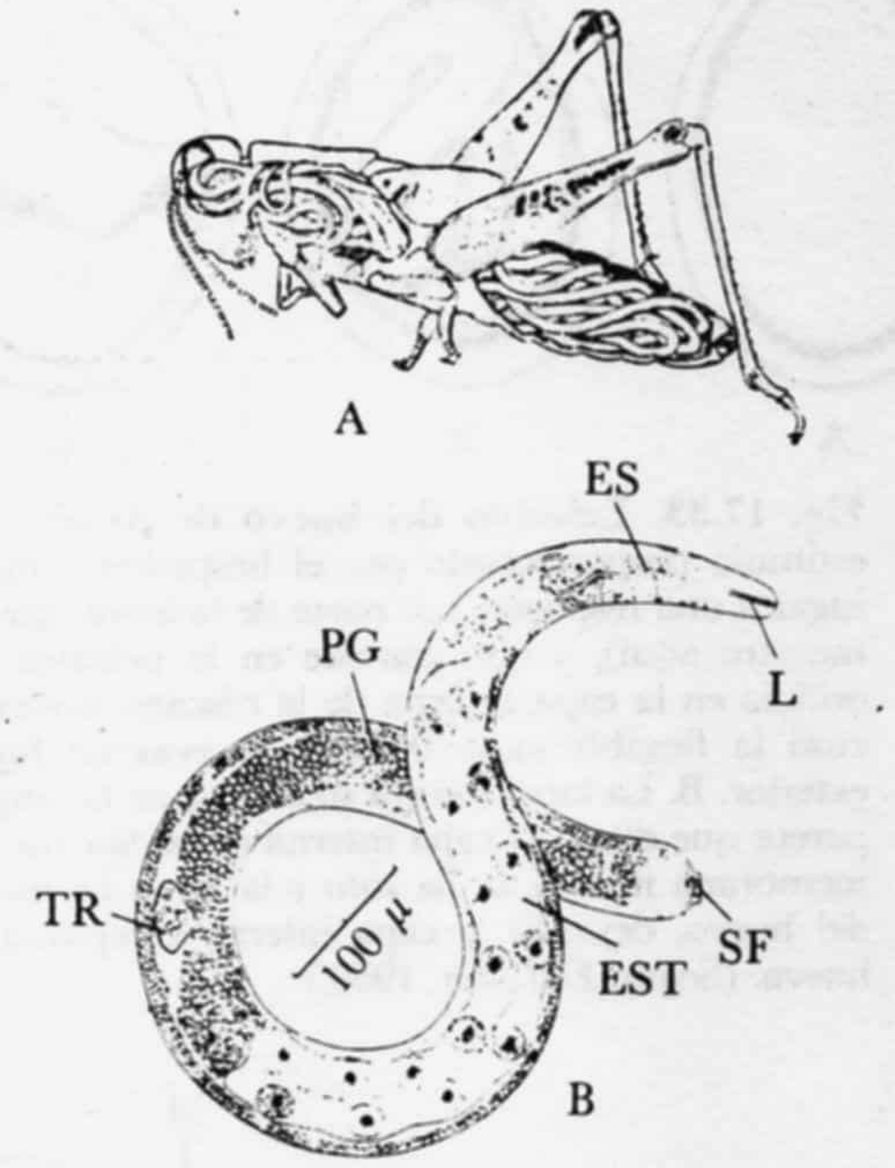


Fig. 17.36. *Agamermis decaudata.* **A.** Larva en el saltamontes. **B.** Larva después de 6 días en el hospedador. (Según Christie, 1936.) SF, sutura de la fracturación; ES, esófago; PG, primordio genital; L, lanza; EST, esticosoma; TR, trofosoma (intestino).

B. Alimentación externa. Ciertas larvas de nematodos de vida libre se alimentan de los jugos y de la savia de los vegetales. Sin embargo, los gusanos nunca penetran en los tejidos de la planta. Este tipo de vida

Tabla 17.2. *Efecto general de los gases, pH y agentes reductores en la pérdida de la cutícula de los nematodos*[a]

COMPOSICION DEL MEDIO				DESENQUISTAMIENTO DE LARVAS (%)	
TAMPON	FASE GASEOSA	PH	AGENTE REDUCTOR	*Haemonchus contortus*	*Trichostrongylus axei*
Fosfato	Aire	6,0	—	0	0
Fosfato	N_2	6,0	+	0	0
Fosfato	5% CO_2 – N_2	± 6,0	—	1	4
Fosfato	5% CO_2 – N_2	± 6,0	+	0	6
Bicarbonato	5% CO_2 – N_2	6,0	—	3	5
Bicarbonato	5% CO_2 – N_2	6,0	+	14	54
Bicarbonato	5% CO_2 – N_2	8,0	—	3	2
Bicarbonato	5% CO_2 – N_2	8,0	+	5	21
Bicarbonato	N_2	± 8,3	—	0	0
Bicarbonato	N_2	± 8,3	+	0	3

[a] El agente reductor utilizado fue ditionito sódico 0,02 M. (Según Rogers, 1960.)

debe ser considerado como la línea de separación entre el tipo de vida y libre y los estados ectoparásitos.

II. Ciclo de las especies parcialmente parásitas.
  A. Formas larvarias
    1. Utilización del hospedador para el transporte. Ciertos nematodos de vida libre tienen una fase de existencia parásita durante su ciclo vital. Esta fase tiene lugar durante los estados larvarios, en los cuales penetran, y se "enquistan" en insectos, dependiendo del hospedador su acceso a climas favorables. Un ejemplo de este tipo de relación lo facilita la larva de *Agamermis decaudata*, un parásito del saltamontes (Fig. 17.36).
    2. Hospedador utilizado como alimento. En otro tipo de relación hospedador-parásito, las larvas de los nematodos infectan al hospedador invertebrado, pero en este caso el hospedador no actúa como medio de transporte, sino que las larvas, enquistadas o no, habitan en su interior y permanecen inactivas hasta que el hospedador muere. En ese momento, el gusano comienza a alimentarse del cadáver del hospedador.
    3. Hospedador utilizado como lugar para el desarrollo parcial. Entre algunas formas libres de los nematodos, el ciclo evolutivo normal es un tipo de ciclo directo. Sin embargo, y en ocasiones, las larvas pueden parasitar un invertebrado si el hospedador ingiere los huevos o las larvas enquistadas. En el interior del hospedador las larvas realizan las distintas etapas de su desarrollo y lo abandonan ya en estado adulto. Estos nematodos suelen presentar varias generaciones no parásitas y, posteriormente, volver al parasitismo. Este tipo de parasitismo ocasional es característico de los mermítidos.
  B. Formas adultas (hembras solamente). Los nematodos pertenecientes a esta categoría son libres, en el suelo, durante sus estados larvarios. Una vez alcanzada la madurez sexual, los machos y las hembras copulan. Los machos mueren después de la unión, mientras que las hembras penetran en un hospedador invertebrado, donde llevan a cabo la producción de una nueva generación de larvas que abandonan el hospedador, adoptando el tipo de vida libre.
  C. Alternancia, en los estados adultos, entre el parasitismo y la vida libre. Este tipo de ciclo alternativo es característico de *Strongyloides stercoralis*, un parásito intestinal del hombre y de otros primates. Los adultos de vida libre son más pequeños que los de vida parásita. Los machos y las hembras copulan, y los zigotos que se encuentran en el interior de los huevos se desarrollan tan rápidamente que los huevos eclosionan antes de ser depositados. Es decir, estos nematodos son ovovivíparos. Estas larvas, conocidas como larvas rabditiformes, mudan e incrementan su tamaño, antes de transformarse en larvas filariformes infectivas. Estas larvas entran en el hospedador por penetración u oralmente, y en su interior se transforman en machos o hembras adultos parásitos. Después de la cópula de los estados adultos, las hembras depositan los huevos, de los que salen larvas rabditiformes que abandonan el hospedador y se transforman en machos y hembras de vida libre. Existen algunas variaciones de este tipo de ciclo que se comentan en la página 627.

III. Parasitismo total.
  A. Un solo hospedador
    1. Las larvas penetran en el hospedador. En muchos nematodos parásitos de plantas y de animales, se ha comprobado que durante toda su vida son endoparásitos. En algunos de ellos, los huevos son expelidos o bien abandonan el hospedador. Cuando eclosionan, las larvas penetran activamente en el hospedador y allí permanecen el resto de sus vidas. Los parásitos de plantas pertenecientes al género *Heterodera* se incluyen en esta categoría, así como ciertas especies parásitas de animales.
    2. Los huevos son ingeridos por el hospedador. *Enterobius vermicularis*, la lombriz blanca de los niños, pertenece a esta categoría. Los huevos son depositados fuera del hospedador cuando la hembra dispone su gonoporo hacia el exterior, durante la oviposición. Los huevos, que contienen las larvas, son ingeridos por el hospedador, estableciéndose así la infección. El ciclo vital completo transcurre, pues, como endoparásito, excepción hecha de los huevos.
    3. Presencia continua en el hospedador. Muy pocos nematodos son capaces de vivir continuamente en el interior de

sus hospedadores, sin que haya ningún estado, incluso los huevos, fuera del mismo. La mayoría de los parásitos pertenecientes a esta categoría lo son de invertebrados. Sin embargo, *Probstmayria vivipara*, un oxiuroideo encontrado en el intestino grueso del caballo, parece ser capaz de realizar este tipo de ciclo. Lo mismo ocurre con *Ollulanus tricuspis*, un parásito habitante del estómago de los felinos. En estos casos, las hembras son ovovivíparas, dando lugar al nacimiento de larvas en lugar de huevos.

B. Múltiples hospedadores

1. Un hospedador intermediario. Los nematodos incluidos en esta categoría poseen larvas infectivas que son ingeridas o penetran activamente en el hospedador invertebrado, donde continúan su desarrollo. Sin embargo, estas larvas no alcanzan la madurez sexual hasta que no acceden al hospedador definitivo, ya se trate de una planta o de un animal. *Angiostrongylus cantonensis*, un parásito de los pulmones de la rata, pertenece a esta categoría. Durante su ciclo vital, el primer estado larvario surge de los huevos depositados en los pulmones del roedor, migrando hacia los bronquiolos, bronquios y tráquea, donde es tragado y sale al exterior mediante las heces del hospedador. Este primer estado larvario penetra en un molusco hospedador intermediario, en cuyo interior se localiza dentro de la musculatura del pie, donde experimenta dos mudas. Cuando el molusco que alberga el tercer estado larvario es ingerido por el roedor hospedador definitivo, la larva migra hacia el cerebro, experimenta dos mudas más y se transforma en adulto joven, el cual se desplaza por las arterias pulmonares y llega a los pulmones, donde alcanza la madurez sexual (pág. 642).
2. Dos hospedadores intermediarios. El ejemplo de los nematodos pertenecientes a esta categoría lo proporciona *Gnathostoma*. Durante su ciclo vital, este gusano utiliza especies del género Cyclops como primer hospedador intermediario. Cuando el artrópodo es ingerido por un pez, rana o sapo, uno de estos actúa de segundo hospedador intermediario. Por último, cuando el pez, rana o sapo es ingerido por un mamífero carnívoro, el nematodo alcanza el hospedador definitivo.

Parece que los ciclos vitales de los nematodos no incluyen procesos de reproducción asexual en sus estados larvarios, al contrario de lo que sucede entre los trematodos digenéticos y algunos cestodos.

FORMAS LARVARIAS

Como ya se ha establecido, todos los nematodos parásitos experimentan cuatro mudas (ecdisis) durante sus ciclos vitales. Todos los estados anteriores a la muda final se suelen denominar primer, segundo, tercer y cuarto estado larvario; sin embargo, se han ideado otros términos para designar estados larvarios específicos de los nematodos.

Larva rabditiforme. El primer estado larvario de especies como *Strongyloides stercoralis* y *Necator americanus* se conoce con el nombre de larva rabditiforme. Estas pequeñas larvas poseen un esófago que se une a un bulbo esofágico terminal mediante un estrecho istmo (Fig. 17.37).

Larva filariforme. Después de la muda, la larva rabditiforme se transforma en larva filariforme (Fig. 17.37). El esófago de la larva filariforme es característicamente alargado, cilíndrico y sin bulbos terminales. Esta es la forma infectiva larvaria.

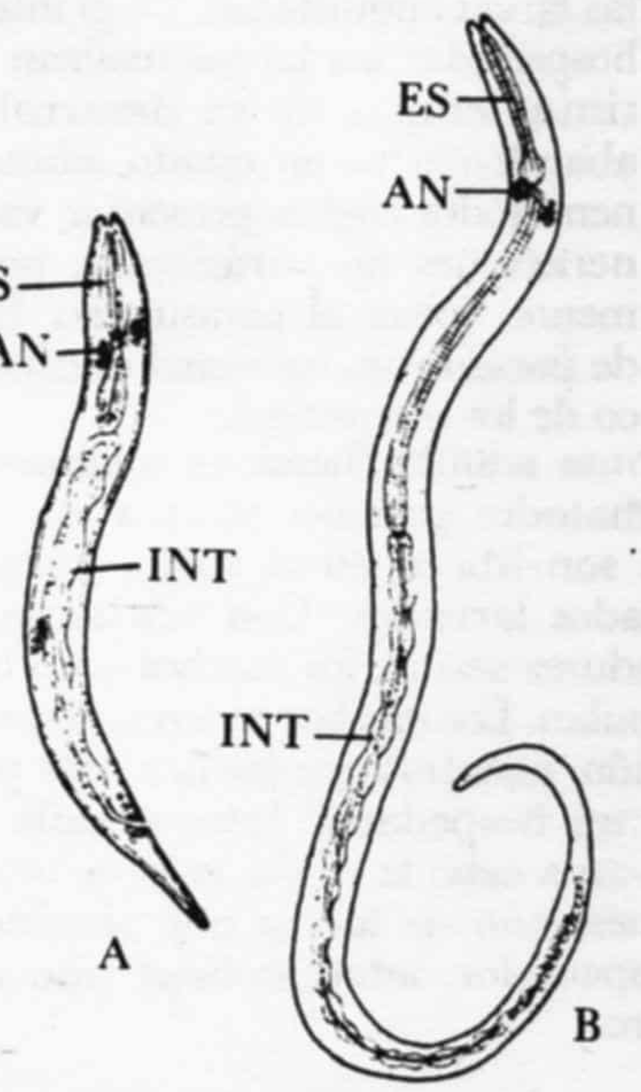


Fig. 17.37. Larvas de nematodos. A. Larva rabditiforme. **B.** Larva filariforme. ES, esófago; INT, intestino; AN, anillo nervioso.

Microfilaria. Las larvas más jóvenes de los nematodos pertenecientes a la superfamilia Filarioidea, a la que corresponden las especies *Wuchereria bancrofti* y *Loa loa*, reciben el nombre de microfilarias (trataremos de éllas con más detalle en pág. 666 y siguientes). Estas larvas son realmente embriones, más que larvas totalmente desarrolladas. La superficie del cuerpo está recubierta por una delgada capa de células epidérmicas aplanadas. En el pseudocele se encuentran los primordios de distintas estructuras del cuerpo del adulto (Fig.18.36). Existe un cordón citoplasmástico nucleado bastante visible, que se extiende a lo largo de toda la longitud del cuerpo y que representa el antecesor de aparato digestivo del adulto. Además del cordón existen: (1) una muesca en el extremo anterior del cuerpo, que es considerada por muchos autores como el comienzo a la boca, (2) un anillo nervioso en desarrollo, (3) una evaginación en forma de V que representa el futuro poro excretor, (4) una célula renal, (5) las llamadas células G, que se transformarán en una porción del intestino, y (6) una pequeña mancha en la región posterior que representa el ano en desarrollo. Las microfilarias se encuentran generalmente en el torrente sanguíneo, y son muy pequeñas, midiendo entre 0,2 y 0,4 mm de longitud.

SISTEMATICA Y BIOLOGIA

CLASIFICACION

La taxonomía de Nematoda es muy inestable. Como resultado de los intereses independientes de los nematólogos especializados en nematodos parásitos de plantas y de los especializados en nematodos parásitos de animales, ha habido durante muchos años dos sistemas de clasificación distintos. Tan solo en los últimos años, y gracias a los esfuerzos de Filipjev en Rusia y de B. G. y M. B. Chitwood en Estados Unidos, los nematólogos de plantas han accedido a cotejar sus notas con los de animales, dando a lugar a un sistema de clasificación mucho más natural.

Para aquellos lectores interesados en la identificación de los nematodos parásitos existen varias publicaciones. Los nematodos parásitos de vertebrados han sido clasificados por Maplestone y Yorke (1926) y Yamaguti (1962). Levine (1968) ha contribuido al tema con un interesante volumen acerca de los nematodos parásitos del hombre y de animales domésticos. Para los interesados en taxones elevados se recomienda la revisión de Chitwood (1969), y para los interesados en la identificación de los nematodos parásitos del hombre y de animales domésticos, el volumen de Levine (1968) puede resultarles muy útil.

En la descripción de los nematodos se han ideado diversos sistemas con objeto de expresar sus características morfológicas, como por ejemplo, las dimensiones y los índices, mediante símbolos. El sistema propuesto por Man es el que más se utiliza. De acuerdo con este método, las distintas dimensiones del cuerpo se dan en milímetros (mm) o en micras (μ) seguidas por una serie de relaciones entre ellas. A continuación se recogen una serie de símbolos utilizados para designar las distintas relaciones.

a (α) = longitud del cuerpo/anchura máxima del cuerpor
b (β) = longitud del cuerpo/distancia del esófago al extremo anterior
c (γ) = longitud del cuerpo/distancia del ano a la punta de la cola
V = distancia de la vulva al extremo anterior como tanto por 100 de la longitud total del cuerpo
G_1 = longitud de la gónada anterior como tanto por 100 de la longitud total del cuerpo
G_2 = longitud de la gónada posterior como tanto por 100 de la longitud total del cuerpo

Los taxones de la clase Nematoda que incluyen parásitos, se dividen en 31 superfamilias. A continuación se revisan estas superfamilias, con una pequeña descripción de sus principales características*.

Subclase Adenophorea (=Aphasmidia). Carente de fasmidios. Sistema excretor poco desarrollado o ausente. Tejidos mesentéricos bien desarrollados.

Orden Trichinellida.

Suborden Trichinellina

Superfamilia Trichinelloidea. Parásitos de vertebrados. Cuerpo filariforme en la parte anterior. Boca no rodeada de labios. El esófago, largo y tubular, está en su mayor parte encajado en una columna de células glandulares conocidas como esticocitos. Hembras con un ovario; machos con una espícula copulatriz, o sin ninguna.

* Para otra interpretación taxonómica de los nematodos, véase Levine (1968). La clasificación que se presenta aquí es, esencialmente, la de Chitwood (1969).